Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И.

Основы этологии и генетики поведения

Глава I. ВВЕДЕНИЕ

Основные понятия и термины

В этом разделе дается объяснение основных терминов, употребляемых при изучении поведения, которые мы используем на протяжении всей книги.

Поведение – один из важнейших способов активного приспособления животных к многообразию условий окружающей среды. Оно обеспечивает выживание и успешное воспроизведение как отдельной особи, так и вида в целом.

Инстинкт (от латинского *instinctus* – побуждение) – одно из основных понятий, употребляемых при описании и анализе поведения животных. Оно появилось в трудах философов еще в III в. до н.э. и означало способность человека и животных выполнять определенные действия в силу внутреннего побуждения. В современной науке такое значение термина в целом сохраняется. Под инстинктом понимают совокупность сложных, наследственно обусловленных актов поведения, совершаемых в ответ на внешние и внутренние раздражители для удовлетворения основных биологических потребностей.

Фиксированные комплексы действий – ФКД *(fixed action patterns).* Это единицы инстинктивного поведения – видоспецифические (одинаковые у всех особей данного вида), врожденные (т.е. проявляющиеся в "готовом виде", без предварительной тренировки), шаблонные (т.е. стереотипные по порядку и форме исполнения) двигательные акты.

Обучение – процесс, состоящий в появлении адаптивных изменений индивидуального поведения в результате приобретения опыта (Thorpe, 1963).

Когнитивные (от лат. *cognitio* – знание), или познавательные, процессы – термин, употребляемый для обозначения тех видов поведения, которые основаны, как полагают, не на ассоциативных процессах, а на оперировании внутренними (мысленными) представлениями. К ним относится достаточно широкий круг явлений – некоторые виды памяти (образная память), ряд форм обучения, прежде всего пространственное, а также рассудочная деятельность. Существует ошибочная тенденция употреблять этот термин в более широком смысле, как синоним многих форм высшей нервной деятельности.

Мышление, или рассудочная деятельность животных – наиболее сложная форма высшей нервной деятельности, по своим механизмам, функциям и приспособительному значению отличная от инстинктов и обучения. Согласно Л.В. Крушинскому (1986), рассудочная деятельность – это "способность животного улавливать эмпирические законы, связывающие предметы и явления внешнего мира, и оперировать этими законами в новой для него ситуации для построения программы адаптивного поведенческого акта". Д. Рамбо рассматривает этот процесс как "адекватное поведение, основанное на восприятии связей между предметами, на представлении об отсутствующих предметах, на скрытом оперировании символами" (Rumbaugh, Pate, 1984).

1.2.
Классификация форм поведения животных

Животные, как правило, успешно приспособлены к среде своего обитания, что оказывается возможным в большой степени благодаря разнообразию форм и механизмов поведения.

При изучении поведения применяются различные подходы. Один из них – оценка становления поведения в процессе эволюции, выяснение приспособительного значения той или иной реакции, ее психологических или физиологических механизмов.

Способы классификации поведения многообразны. Это объясняется тем, что число критериев, которые могут быть положены в ее основу, практически безгранично. Выбор способа классификации диктуется обычно задачами исследования и нередко бывает

субъективным.

Удобной для описания поведения считается классификация Д. Дьюсбери (1981). Все формы поведения животных он объединяет в три основные группы – *индивидуальное поведение, репродуктивное и социальное.*

К индивидуальным поведенческим актам относятся:

1) локомоция;

2) питание и дыхание (отыскание и запасание пищи, отыскание среды, богатой кислородом);

3) терморегуляция (обеспечение оптимального температурного ре жима);

4) поиски убежища;

5) избегание хищников;

6) сон;

7) поддержание чистоты тела;

8) биологические ритмы;

9) исследовательская активность;

10)игра;

И) использование орудий;

12) манипуляционная активность.

Как видно, среди указанных форм индивидуального поведения названы и чисто физиологические процессы, а не поведение, как таковое. Однако, по-видимому, здесь имеются в виду не сами физиологические акты, а те поведенческие реакции, которые обеспечивают выполнение данных функций.

Социальное (общественное) поведение рассмотрено в главе 5. С репродуктивным поведением, в частности с проблемами его феро-монального контроля, мы рекомендуем познакомиться по книге С.Н. Новикова (1987) "Феромоны и проблемы размножения млекопитающих".

Другие наиболее часто употребляемые системы классификации поведения подробно рассмотрены в книге Р. Хайнда (1975). К ним относятся классификации:

1) по непосредственным причинам, вызывающим тот или иной по веденческий акт;

2) по функциям, которые он выполняет;

3) по происхождению в филогенезе;

4) по способу формирования в онтогенезе.

Классификация по "непосредственным причинам" позволяет объединять в одну группу те поведенческие реакции, в основе которых лежат одни и те же причинные факторы. Например, все виды активности самцов, частота или интенсивность которых достоверно повышается под влиянием мужского полового гормона, можно объединить и обозначить как "половое поведение самца". Подобно этому все виды взаимодействия самцов с соперниками могут быть описаны как агонистическое поведение (см.: 8.6).

Классификация по "функциям" позволяет группировать различные формы поведения в зависимости от той роли, которую они выполняют для выживания вида. В результате удается выделить такие категории, как угроза, ухаживание, добывание пиши и т.д. По мнению Р. Хайнда (1975), применение таких определений к поведению животных разных видов вовсе не предполагает общности их происхождения. Оно скорее напоминает использование морфологами терминов "нога" или "глаз".

Первые два типа классификации во многих случаях совпадают. Например, категория "половое поведение" может быть выделена в соответствии и с первым, и со вторым критерием. В большинстве же случаев отнесение той *или* иной формы поведения к определенной категории оказывается возможным только после тщательного причинного анализа.

Метод классификации "по происхождению в филогенезе" широко используется этологами при рассмотрении проблем эволюции поведения, в частности эволюции собственно инстинктивных действий. В основе такого метода лежит тщательное сравнительное изучение поведения видов с разной степенью родства (см.: Хайнд, 1975, глава 2).

Один из важных и распространенных способов классификации поведения – по характеру

его формирования в онтогенезе. В этом случае учитываются особенности проявления данного поведенческого акта в процессе индивидуального развития. Согласно этой классификации поведение традиционно подразделяют на врожденное (инстинктивное) и приобретенное в результате научения.

Оригинальную классификацию форм поведения предложил Л. В. Крушинский (1986). Она соединяет в себе два критерия: способ формирования конкретного поведенческого акта в онтогенезе и лежащие в его основе нейробиологические механизмы.

По этим критериям Л.В. Крушинский выделял поведенческие акты, которые осуществляются:

1) на основе наследственно обусловленной программы и не требуют для своего развития специального обучения или тренировки; эта категория совпадает с выделенной согласно предыдущей классификации категорией врожденных, или инстинктивных, действий;

2) на основе программы, которая постепенно формируется в про цессе приобретения особью индивидуального опыта – это раз личные формы привыкания и обучения;

3) на основе экстренного принятия решения в новой для животного ситуации без специального предварительного обучения и при от сутствии соответствующей конкретной наследственной програм мы; к этой категории относится элементарная рассудочная дея тельность, или мышление, животных.

Таким образом, в классификации Л.В. Крушинского речь идет о "компонентном составе" поведения, т.е. об относительной роли разных его видов в конкретной поведенческой реакции.

Этот перечень подходов к классификации форм поведения животных может быть продолжен. Следует упомянуть, что при рассмотрении ряда вопросов принято употреблять термин "целенаправленное поведение". К. Лоренц относил к нему "все те типы поведения, которые, будучи направленными на определенную неизменную цель, сами по себе вариабельны". Целенаправленное поведение – явление универсальное: его можно обнаружить и у самых примитивных животных, и у животных с наиболее развитым мозгом. Оно может включать двигательные акты разного уровня сложности. Выделение этой категории полезно при рассмотрении проблем адаптивности поведения, а также при построении моделей поведения. В частности, изучаемые нейрофизиологами реакции зрительного внимания также относятся к категории целенаправленного поведения (Шульговский, 1993).

1.3.
Основные направления в изучении поведения животных

Как уже упоминалось, в изучении поведения животных участвуют не только биологи многих специальностей, но и психологи. Разные группы исследователей не только изучают существенно разные стороны поведения, но и действуют в соответствии с разными теоретическими и методическими подходами. Однако постепенно все эти первоначально разрозненные исследования сливаются в нечто единое – современную науку о поведении животных. Для того чтобы лучше понять этот современный синтез, необходимо хорошо представлять себе то своеобразие научных направлений, которое существовало еще несколько десятилетий назад.

Сравнительная (или экспериментальная) психология – изучение способности к обучению животных разных таксономических групп.

Основоположник сравнительной психологии, американский исследователь Э. Торндайк (см.: 2.6.1) первым стал изучать в эксперименте способность животных к обучению и сопоставил его скорость у представителей разных таксономических групп. Его данные свидетельствовали, что обезьяны обучаются несколько быстрее других животных, но в целом скорость обучения простым навыкам у всех млекопитающих приблизительно одинакова.

Этот факт впоследствии был многократно подтвержден (см.: Воронин, 1977) и оказал важное влияние на будущие исследования: коль скоро выяснилось, что все позвоночные обучаются приблизительно одинаково, изучать закономерности и механизмы этого процесса представлялось целесообразным на более доступных лабораторных животных – крысах и голубях. Многие десятилетия они были основными объектами экспериментов, которые считались "сравнительными", хотя на самом деле таковыми не являлись. В середине 40-х годов

американский психолог Ф. Бич (Beach, 1950) привлек внимание к этой проблеме. Иллюстрацией его позиции стала карикатура, изображающая белую крысу, бодро ведущую за собой в "пропасть заблуждения" узких специалистов-психологов (рис.1).

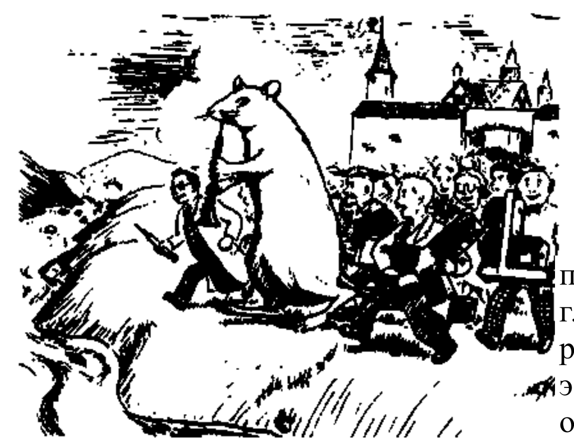


Рис. 1.1. Карикатура из знаменитой работы Ф. Бича "The snark was a boojum" *(Beach, 1950)*, в которой критически оценивалась тенденция зоопсихологов использовать в качестве объекта исследования поведения исключительно белую крысу

В настоящее время сравнительная психология животных как направление ориентирована на изучение эмоциональных реакций, разных форм обучения, развитие поведения у представителей более широкого спектра видов. Одной из главных проблем в рамках этого направления стала разработка обнаруженного Э. Торндайком "закона эффекта", т.е. зависимости результата обучения от особенностей подкрепления. Основное внимание при анализе поведения отводилось его приобретенным компонентам, поэтому в 40–50-е годы это направление расценивалось как альтернатива этологическому подходу к изучению поведения животных. Полемика этологов и психологов описана в книге Лоренца "Evolution and modification of behavior" (1966).

Бихевиоризм. Создателем этого направления был Дж. Уотсон (1878–1958; см. также: 2.6.2), выдвинувший радикальную для своего времени идею о том, что предметом психологии должно быть поведение (behavior) животного и/или человека, проявления которого можно зарегистрировать и оценить количественно. Эти идеи развились в противовес господствовавшим в начале XX века интро-спекционистским воззрениям и произвели настоящий переворот в экспериментальной психологии. Наиболее сильно это затронуло развитие американской психологии. В программной статье Дж. Уотсона "Психология глазами бихевиориста" (1925) были четко сформулированы основные положения этого направления: поведение построено из секреторных и мышечных реакций организма, которые в свою очередь детерминированы действующими на животное внешними стимулами; анализ поведения следует проводить строго объективно, ограничиваясь лишь внешне наблюдаемыми феноменами. Таким образом, бихевиоризм сознательно отбрасывал возможность того, что какие-то "промежуточные переменные", например процессы переработки информации в нервной системе, можно оценить путем регистрации поведения. Согласно этим представлениям, основным содержанием экспериментальной психологии является регистрация реакций в ответ на строго дозированное и контролируемое раздражение. Эти положения впоследствии были дополнены и расширены последователями Уотсона, которых стали называть бихевиористами. Жесткая концептуальная схема бихевиоризма, не допускавшая никаких намеков на субъективную трактовку получаемых в эксперименте результатов, породила значительное количество новых, специфических для бихевиоризма терминов. Именно бихевиористы были сторонниками исследования поведения только двух видов лабораторных животных – белой крысы и голубя, они активно отстаивали тезис, что существенны только правила соответствия реакции стимулу (принцип "смежности" – contiguity – стимула и реакции). Большой вклад в развитие этого направления внес американский исследователь Б. Скиннер. Он создал один из наиболее известных методов изучения инструментальных, или оперантных, условных рефлексов (так называемая скиннеровская камера).

В процессе развития бихевиоризма был накоплен экспериментальный материал, выводы из которого вступили в противоречие с основными догмами этого учения. Это позволило, в частности Э. Толмену (см.: 2.6), сформулировать новую концепцию (необихевиоризм), уже допускавшую существование физиологических процессов, опосредующих проявление реакции на стимул. В настоящее время убежденных сторонников "чистого" бихевиоризма практически не осталось. Используя высокоточные приемы количественного анализа поведения (в их создании несомненна заслуга бихевиоризма), современные экспериментальные психологи базируются в своих исследованиях на знаниях, накопленных наукой о поведении в целом. Эта

тенденция – синтез научных направлений в общую теорию поведения – была основной в развитии науки о поведении во второй половине XX в. (Хайнд, 1975).

Зоопсихология – это "наука о проявлениях, закономерностях и эволюции психического отражения на уровне животного, о происхождении и развитии в онто- и филогенезе психических процессов у животных и о предпосылках и предыстории человеческого сознания" (Фабри, 1993). Как отмечает Е.Н. Панов (1970), термин нередко используется в разных значениях. В частности, основанный в 1937 г. К. Лоренцем и О. Келером журнал, где публиковались основные работы этологов, также назывался зоопсихологическим – "Zeitschrift fur Tierpsychologie" – и лишь позднее был переименован в "Ethologie".

В России основоположниками научного изучения психической активности животных были К.Ф. Рулье (1852) и позднее В.А. Вагнер (1913). В 30–50-е годы XX в. их труды получили дальнейшее развитие в работах Н.Н. Ладыгиной-Коте (1935; 1959), Н.Ю. Войтониса (1949), Г.З. Рогинского (1948) – специалистов по изучению психики человекообразных обезьян с точки зрения биологических предпосылок антропогенеза, возникновения и развития человеческого сознания (см.: Фабри, 1993). Объектом их исследований были манипуляционная активность и орудийная деятельность, сложные навыки и интеллект, стадное поведение обезьян как предпосылка зарождения социальности и языка человека.

Гештальтпсихология возникла в 20-е годы в Германии как антитеза интроспекционизму, господствовавшему тогда в психологии. В противоположность ассоциативной психологии первичными элементами психической деятельности гештальтпсихология считала не отдельные ощущения, а целостные образы – гештальты (gestalt), которые характеризуются константностью и устойчивостью. В основе этого направления лежал тезис о несводимости гештальта к сумме составляющих его частей, о значении целостного восприятия зрительного поля в структуре психической деятельности, о роли оперирования целостными зрительными образами (см.: Ярошевский, 1997). Роль индивидуального опыта в формировании восприятия в классических работах гештальтпсихологов не исследовалась и не принималась во внимание.

Особое значение гештальтпсихология имела в связи с проблемой интеллекта антропоидов. Сущность мышления, согласно их представлениям, заключается во внезапной перестройке восприятия проблемной ситуации, в способности "увидеть всю ситуацию в целом". Один из наиболее известных гештальтпсихологов Вольфганг Келер (1925) пытался объяснить с помощью этих представлений обнаруженный им феномен "инсайта" у шимпанзе (см.: 2.7.1).

Этология (от греч. ethos – нравы, характер) сформировалась в 30-е годы XX в. на базе полевой зоологии и эволюционной теории как наука о сравнительном описании поведения особи в естественной для данного вида среде обитания. Развивалась в тесном контакте с физиологией, популяционной генетикой, генетикой поведения, позднее – с экспериментальной психологией. Возникнув как направление описательное, связанное с изучением инстинктов, этология превратилась в целостную концепцию, включавшую анализ поведения в онто- и филогенезе, изучение его механизмов и приспособительного значения (Tinbergen, 1963). И хотя некоторые конкретные модели и разработки не выдержали проверки временем, влияние классической этологии на современные исследования трудно переоценить. Многие школы и направления (например, нейро-этология, социобиология) развились непосредственно на базе работ этологов, другие возникли независимо, но как бы повторяя на новом уровне путь, пройденный этой наукой (см. также: Гороховская, 1998).

Значение этологии для физиологии заключается, в частности, и в том, что она дает новые эффективные модели для исследования физиологических процессов (Батуев, 1987; Clayton, Krebs, 1995, Црр, Wolfer, 1995, а также раздел 4.5).

В настоящее время существует тенденция использовать термин "этология" слишком широко и называть так практически любые исследования поведения. В связи с этим одна из задач этой книги – изложение основ классической этологии в их первоначальном виде.

Как уже упоминалось, этология послужила основой для возникновения ряда самостоятельных направлений, таких как когнитивная этология, нейроэтология, социобиология (см.: 6.5.1), этология человека (см.: 4.7). Она и по сей день продолжает составлять базу широкого диапазона работ, в том числе, например, исследования сложных коммуникативных

процессов у животных (см.: 5.4).

Нейроэтология. Появление нейроэтологии как научного направления связывают с именем известного немецкого нейрофизиолога Эриха фон Хольста (Hoist, 1954), труды которого легли в основу главных положений этой науки. Фон Хольст, наряду с другими учеными, может считаться одним из прародителей кибернетики. Нейроэтология, именовавшаяся сначала "физиологией поведения" (verhaltenphysiologie), исследовала конкретные физиологические процессы, которые обеспечивают данный поведенческий акт.

Перечислим основные цели и задачи нейроэтологии.

1. Идентификация клеток, связей и паттернов импульсов, "задей ствованных" в данном поведенческом акте.

2. Выявление правил, по которым работают нервные сети.

3. Идентификация тех принципов в механизмах работы ЦНС, которые можно выявить при исследовании реакций на естественные стимулы.

4. Изучение эволюции анатомических, физиологических и хими ческих основ поведения.

В целом задачами нейроэтологии могут считаться исследования неврологических основ "врожденного реализующего механизма", фиксированных комплексов действий, изменений реактивности, мотиваций, поведения конфликта и т.д.

Глава 2.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

2.1.

Донаучный период накопления знаний

Наука о поведении животных имеет долгую историю развития, причем в отличие от большинства других областей естествознания первым собственно научным исследованиям предшествовал длительный период накопления эмпирических знаний. Это происходило потому, что во всех сферах своей деятельности с древнейших времен человек в той или иной степени зависел от животных, и понимание закономерностей их поведения в ряде случаев имело для него существенное, а часто и решающее значение в борьбе за существование. Например, добывание пищи собирательством познакомило человека с полезными для него особенностями жизни животных. Сбор птичьих яиц – важного источника белковой пищи – способствовал пониманию повадок колониальных птиц и сроков их размножения. Человек обнаружил присущую многим животным привычку делать запасы корма и научился находить их и использовать. В процессе сбора меда диких пчел человек знакомился с их постройками, поражавшими своей сложностью и целесообразностью, и отмечал сходство этих сооружений с постройками муравьев и термитов. Охотясь на бобров, человек наблюдал за строительством плотин и хаток и научился учитывать последствия их деятельности, в частности изменения ландшафта.

Накопление знаний о повадках и образе жизни животных способствовало успеху в охоте и ловле рыбы, а также развитию скотоводства, которое невозможно без понимания законов взаимодействия особей в сообществе. Использование животных в домашнем хозяйстве сопровождалось разработкой приемов их приручения и дрессировки. В процессе одомашнивания диких животных накапливались первые представления о наследственной основе поведения, поскольку одновременно с хозяйственно полезными морфологическими признаками человек производил отбор и по полезным признакам поведения, таким как отсутствие агрессивности, "контактность", послушание, дрессируемость, сторожевое поведение и т.д.

Наконец, наблюдения за поведением животных, так же как и за природными явлениями, способствовали формированию представлений о законах природы, например о приуроченности миграций птиц к определенным временам года. Постепенно люди убеждались также, что некоторые животные чутко реагируют на изменения погоды, а иногда даже предвосхищают их (например, ласточки, которые перед ненастьем летают низко над землей).

От их внимания не ускользало и то, что во многих случаях органы чувств животных наделены особой чувствительностью, которая часто превосходит таковую человека. Наряду с

очевидными примерами – тонкое обоняние хищников, острое зрение птиц, хороший слух кошек – были обнаружены и недоступные человеку виды чувствительности: способность ящериц к восприятию слабых сейсмических сигналов, эхолокация летучих мышей и т.п.

Такие эмпирические сведения служили основой для первых собственно научных обобщений, которые всегда были связаны с выяснением связи между человеком и животными и их положения в картине мироздания. Эволюция взглядов на вопрос о степени сходства поведения животных и человека подробно прослеживается Д. Дьюсбери (1981).

2.2.
Поведение животных в трудах естествоиспытателей XVIII–XIX вв. Понятие об инстинкте

В науке о поведении животных с самых первых ее шагов выделилось два основных направления, которые почти до конца XIX в. обозначались как изучение "инстинкта" и изучение "разума". Как мы уже упоминали выше, понятие "инстинкт" (от латинского *in-stinctus* – побуждение) появилось в трудах философов еще в III в. до н.э. и означало способность человека и животных выполнять определенные действия в силу внутреннего побуждения. Такое значение термина в целом сохраняется и в современной науке. Сейчас инстинктами называют совокупность сложных наследственно обусловленных стереотипных действий, совершаемых одинаково всеми особями данного вида в ответ на внешние и внутренние раздражители для удовлетворения всех основных потребностей животных. Что касается "разума", то этим термином обозначалось не собственно разумное поведение (а именно так оно рассматривается в этой книге – см.: 2.7), а главным образом индивидуальная пластичность поведения, которая обеспечивается обучением. Можно заметить, что тенденция именно к такой трактовке понятия "разум животных", отчасти сохраняется и по сей день.

Очевидно, что практически все теоретические построения относительно инстинкта и других форм поведения животных всегда осуществлялись в рамках того или иного общефилософского учения, а также отражали общий уровень развития биологических знаний. Осветить эти аспекты истории науки о поведении в настоящей книге не представляется возможным. Ниже будет дана только краткая характеристика взглядов ученых, которые были ключевыми фигурами в формировании современных представлений о поведении животных.

Ж. Бюффон. Систематическое изучение поведения животных как неотъемлемая часть научного познания природы начинается с середины XVII в. Французский ученый Жорж Бюффон (1707–1788) был одним из первых натуралистов, который при создании своей системы развития природы использовал материал, характеризующий не только морфологические особенности животных разных видов, но и их образ жизни, "нравы", привычки. В его трудах содержится подробное для того времени рассмотрение особенностей восприятия, эмоций и обучения животных. Бюффон полагал, что животные наделены восприятием, зачастую более совершенным, чем у человека, и считал, что их действия имеют рефлекторный характер.

Пытаясь провести рубеж между психикой человека и животных, он указывал, что основное различие состоит в том, что животные не имеют представления ни о своем прошлом, ни о будущем. Он также полагал, что им недостает способности сравнивать свои восприятия, которая, по его мнению, лежит в основе формирования понятий.

Бюффон выступил с критикой антропоморфического подхода к трактовке поведения животных. Анализируя поражающее своей высокой адаптивностью поведение насекомых, он подчеркивал, что их действия являются механическими. Например, запасы, создаваемые пчелами и муравьями, не соответствуют их нуждам и собраны без всякого намерения, хотя многие его современники склонны были рассматривать эти и подобные им явления как проявления "разума" и "предусмотрительности". Полемизируя с ними, Бюффон подчеркивал, что такие явления, сколь бы сложными и запутанными они ни казались, можно объяснить и не приписывая животным подобных способностей. В трудах Бюффона нельзя найти описания тех форм поведения, которые можно было бы отнести собственно к проявлениям рассудочной деятельности. Однако при описании "естественной истории" отдельных видов он указывал, что одни животные "умнее" других, констатируя тем самым различия в уровне развития их умственных способностей.

Заслуга Бюффона состоит в том, что он выступил против использования понятия "разум" для описания более элементарных форм поведения животных и тем самым способствовал созданию предпосылок для классификации форм поведения. В то же время, хотя/ Бюффон и не использовал термин "инстинкт", при анализе поведения насекомых он был близок к выделению этого понятия.

Г. Реймарус. Немецкий ученый Г. Реймарус (1694–1768) был профессором математики и языковедения Гамбургской академии. Ему принадлежит одно из первых определений инстинкта. Согласно его мнению, все действия, которые проявляются без индивидуального опыта и которые все животные данного вида сразу после рождения выполняют одинаковым образом, следует рассматривать "как чистое последствие естественного и врожденного инстинкта, независимое от намерения, размышления и изобретательности". Таким образом, в этом определении уже подчеркиваются две характерные черты инстинктивной деятельности: шаблонность выполнения действия и возможность его выполнения без предшествующего индивидуального опыта. По представлениям Реймаруса, инстинктивные действия объединяются в достаточно ясно очерченную группу актов поведения, которая отлична от других форм поведения животных. Наряду с инстинктами Реймарус допускал наличие у животных действий, которые можно сопоставить с разумным поведением человека. В эту категорию он включал прежде всего способности к подражанию и обучению.

Ж.-Б. Ламарк. Французский естествоиспытатель Жан-Батист Ла-марк (1744–1829) построил ставшую знаменитой теорию эволюции в значительной степени на основе изучения поведения – формирования привычек у животных. Он уделял большое внимание строению и функциям нервной системы и охарактеризовал основные черты поведения человека и животных. Определения, которые дал Ламарк, предвосхитили некоторые более поздние идеи физиологии. Он обратил внимание на параллелизм усложнения строения нервной системы и поведения животных разного уровня филогенетического развития.

Ф. Кювье. Одним из первых, кто экспериментально исследовал некоторые проявления поведения животных и дал им сравнительную оценку, был директор Парижского зоопарка Ф. Кювье (1773– 1837), брат знаменитого палеонтолога. Он описал и сопоставил поведение млекопитающих нескольких групп (грызунов, жвачных, лошадей, слонов, приматов, хищных) и проанализировал его в поисках границы между инстинктом и "разумом".

Особую известность имели его опыты с бобрами, воспитанными в неволе в изоляции от сородичей. Молодые животные успешно строили свои хатки, несмотря на содержание в не подходящих для этого условиях и на отсутствие возможности научиться таким действиям у взрослых бобров. Это был первый в истории науки достаточно четкий так называемый депривационный эксперимент (см.: 7.3.2), т.е. опыт по воспитанию животного в изоляции от действия необходимых для него факторов внешней среды. На основании своих исследований Ф. Кювье сделал вывод, что удивительные по "целесообразности" и "разумности" постройки бобров есть не что иное как проявление инстинкта.

Ч. Дарвин. Огромную роль в развитии науки о поведении сыграло учение Чарльза Дарвина (1809–1882), в первую очередь благодаря широкому использованию сравнительной методологии, применение которой в других областях биологических исследований (морфологии, психологии, эмбриологии и др.) обогатило не только эмпирическую, но и теоретическую биологию. В книге "О выражении эмоций у животных и человека" (1953) обобщены результаты предпринятых им исследований "выразительных движений" у животных, главным образом приматов, и проведено их сопоставление с мимикой человека. Проявления ощущений у животных и человека имеют, по Дарвину, много черт сходства. Он писал: "Некоторые формы выражения эмоций человека, такие как вздыбливание волос под влиянием крайнего испуга или оскаливание зубов во время приступа ярости, едва ли можно понять, если не предположить, что некогда человек существовал в более примитивном и звероподобном состоянии. Общность некоторых способов выражения эмоций у различных, но близких видов, как, например, движение одних и тех же мышц во время смеха у человека и различных обезьян, представляется более осмысленным, если предположить, что они происходят от одного предка".

Собранные Дарвином многочисленные факты о поведении животных в естественных условиях и в неволе позволили ему четко выделить три основные категории поведения; инстинкт, способность к обучению и элементарную "способность к рассуждению". Он определял инстинкты как акты, которые могут быть выполнены после некоторого опыта одинаково многими особями одного вида, без понимания цели, с которой эти действия производятся. Дарвин считал, что признаки поведения, как и морфологические признаки, характеризуются наследственной изменчивостью. На примере нескольких инстинктов он показал возможные пути формирования признаков поведения "путем медленного накопления многочисленных слабых, но полезных уклонений", которые "обязаны своим возникновением тем же причинам, какие вызывают изменения в строении тела".

Эти положения Дарвин иллюстрирует в "Происхождении видов" и в ряде статей, рассматривая возможные пути формирования таких видов поведения, как инстинкт размножения у кукушки, строительный инстинкт пчел и "рабовладельческий" инстинкт муравьев (см.: 6.1).

2.3.

Непосредственные предшественники классической этологии

Д. Сполдинг. Английский ученый Д. Сполдинг (1840–1877) одним из первых (1872) исследовал поведение животных экспериментально, главным образом в процессе развития. Подобно Ф. Кювье (см. выше), он применил депривационный метод при изучении онтогенеза поведения птиц. Чтобы исключить влияние тренировки на формирование способности птиц к полету, он помещал птенцов ласточек в тесные клетки, где они были лишены возможности не только летать, но и шевелить крыльями. В возрасте, когда живущие на воле ласточки обычно начинают летать, он выпускал своих пленниц из клеток и видел, что их полет ничем не отличался от обычного. На основании своих экспериментов ученый высказал предположение, что, наряду с поведением, которое формируется путем обучения, существуют и врожденные его формы, проявляющиеся в соответствующий период развития без специального опыта или обучения.

Работы Спеллинга, на некоторое время забытые, нашли свое продолжение и подтверждение в исследованиях Уитмена и Хейнрота.

Ч. Уитмен. Американский зоолог Чарльз Уитмен (1875–1929) внес крупный вклад в сравнительное описание поведения животных, а также первым начал исследовать поведение межвидовых гибридов птиц. Вслед за Дарвином Уитмен подчеркивал, что поведение животных можно изучать с эволюционных позиций подобно тому, как изучают строение тела. Занимаясь систематикой птиц, Уитмен столкнулся с трудностями при классификации некоторых видов по признакам строения тела и отыскивал другие, более устойчивые характеристики. Для отряда голубеобразных, например, таким признаком оказался способ питья. Как известно, подавляющее большинство птиц сначала набирает воду в рот, а затем проглатывает ее, запрокидывая голову назад. Исключение составляют голубеобразные, которые при питье совершают сосательные движения и глотают воду, не запрокидывая головы. Интересно отметить, что этот признак оказался единственным, однозначно объединяющим всех птиц данного отряда, тогда как по морфологическим признакам отдельные группы видов различались довольно сильно. Используя в качестве критерия данный признак, удалось установить, что голуби и ржанки относятся к разным систематическим группам, а не к одной, как предполагали ранее. Исследования Уитмена дают классические примеры поведенческих признаков, имеющих таксономическое значение. Впоследствии в работах этологов этот вопрос получил широкое оснащение.

О. Хейнрот. Германский орнитолог Оскар Хейнрот (1875–1945) исследовал поведение птиц, выращенных в зоопарке. Подобно Уитмену, он пытался обнаружить характерные для вида признаки поведения, которые можно было бы использовать в систематике. Хейнрот сосредоточил внимание на различных видоспецифических стереотипных движениях и голосовых реакциях. Он пришел к выводу, что многие, хотя далеко не все, такие реакции имеют наследственную основу и не требуют для своего проявления специального обучения.

Сопоставляя формы подобных реакций у птиц родственных видов, он прослеживал пути их эволюции и использовал эти данные для установления филогенетического родства между видами. Хейнрот изучал также внутривидовое общение птиц и обратил внимание на параллелизм в выраженности специфических телодвижений и поз и связанных с ними морфологических признаков (например, особенностей оперения птиц и тех движений, при совершении которых оперение приобретает сигнальное значение). Он предположил, что это обусловлено параллельным развитием обеих групп признаков в процессе эволюции.

Работы Хейнрота оказали прямое влияние на формирование научных представлений его ученика, основоположника этологии К. Лоренца.

У. Крэг. Ученик и последователь Уитмена американский исследователь Уоллес Крэг (1876–1954) в своей работе "Влечения и антипатии как составляющие инстинкта" (1918) пришел к выводу, что поведение зависит не только от действующих на животное раздражителей, но и от его внутренних потребностей. Он сделал первый шаг от чисто описательной к аналитической форме исследования поведения, предложив подразделить инстинкт на три главных компонента:

- влечение, или побуждение (drive), которое требует удовлетворе ния;
- поисковое поведение (appetitive behavior);
- завершающее действие (consummatory act), которое осуществля ется после прекращения поискового поведения, т.е. когда раз дражитель, удовлетворяющий побуждение, найден.

Выполнение завершающего действия приводит, по Крэгу, к снижению или полному исчезновению вызвавшего данное поведение побуждения.

В дальнейшем эти положения Крэга были развиты в работах этологов и легли в основу классической этологической концепции.

К. Ллойд-Морган. Английский психолог Конвей Ллойд-Морган (1852–1936) одним из первых обратился к проблеме соотношения инстинктов и обучения в поведении животных. В книге "Привычка и инстинкт" Ллойд-Морган рассматривал возможность изменения инстинктов под влиянием индивидуального опыта. Тщательно отграничивая все унаследованное, инстинктивное от индивидуально приобретенного, он в то же время обращал внимание на постоянное переплетение этих компонентов в поведении животного. В результате накопления индивидуального опыта инстинктивные действия могут видоизменяться, образуя комплексы поведенческих реакций, которые Ллойд-Морган назвал инстинктивными привычками.

Вместе с тем Ллойд-Морган одним из первых обратил внимание на тот факт, что наследуются не только инстинкты, но и способность к усвоению определенных видов индивидуального опыта.

Согласно представлению Ллойда-Моргана, зависимость между наследственными и ненаследственными изменениями сводится к следующему: изменение условий существования вызывает в силу "природной пластичности" ненаследственные адаптивные изменения. Те особи, природная пластичность поведения которых обеспечивает изменения, адекватные новым условиям, выживают. Однако результаты возникающей модификации ненаследственны, т.е., как говорили в конце прошлого века, "не передаются зародышевой субстанции". В то же время могут встречаться и наследственные изменения, направление которых будет таким же, как и у адаптивных модификаций. Эти изменения не будут устраняться естественным отбором. Таким путем происходит формирование наследственного предрасположения к адаптивно возникающим модификациям, "наследственное закрепление" результатов первоначально ненаследственного приспособительного изменения. Ллойд-Морган писал, что чем дальше продолжить этот процесс, тем заметнее становится предрасположение, и больше делается склонность к наследственным вариациям, во всех отношениях соответствующим постоянным пластическим модификациям. Следует отметить, что эту концепцию ни в коем случае не следует смешивать с бытовавшим некоторое время в отечественной биологии представлением о "наследовании приобретенных признаков", получившим название "неоламаркизма".

Представления Ллойда-Моргана о роли ненаследственных изменений в происхождении наследственных признаков организма развили И.И. Шмальгаузен (1946) и В.С. Кирпичников

(1940), сформулировав представления о "косвенном" и "стабилизирующем" отборе.

Ллойду-Моргану принадлежит также инициатива исследования процесса обучения у животных, успешно реализованная его учеником Э. Торндайком. Считается, что именно после его лекций в Гарвардском университете в 1896 г. тот начал свои работы (см.: 2.6.1).

В своих работах он выступал против антропоморфизма в трактовке феноменов поведения животных. Он известен как автор "Канона" или "Правила экономии", носящих его имя. Согласно этому правилу, "то или иное действие ни в коем случае нельзя интерпретировать как результат проявления какой-либо высшей психической функции, если его можно объяснить на основе наличия у животного способности, занимающей более низкую ступень на психологической шкале". Это положение особенно важно при анализе и трактовке сложных форм поведения животных, которые можно считать проявлениями разума.

Я. Юкскюль. Немецкий исследователь Якоб фон Юкскюль (1864– 1944) считается одним из "отцов" классической этологии. Он широко известен благодаря концепции о существовании у каждого вида животных специфического, т.е. характерного только для него, перцептивного мира "окружения" (umwelt). Из огромного разнообразия стимулов, действующих на животное, лишь небольшое их число вызывает ответную реакцию. Юкскюль привел следующий, ставший хрестоматийным пример такой специфичности стимулов. Оплодотворенная самка клеща, находясь на конце ветки растения, пребывает в состоянии готовности отложить яйца. Однако специфическим раздражителем, который "разрешает" ей перейти к этому процессу, является запах масляной кислоты – продукта секреции кожных желез млекопитающих. Этот запах служит сигналом, по которому она перестает удерживаться на растении и падает на проходящее мимо животное, в кожу которого и откладывает яйца.

Представления Юкскюля о специфичности действия стимулов послужили основой концепции ключевых раздражителей, или релизе -ров, в классической этологии (см.: 3.4).

Ф.Я.И. Бейтендийк. Нидерландский ученый Ф.Я.И. Бейтендийк (1887–1974) довольно широко известен своими трудами в области философии антропологии, тогда как его исследования в области сравнительной психологии известны значительно меньше. Он был учегакоц фон Юкскюля и в своих ранних работах пытался объективными методами исследовать присущие животным организмам "пространственные и временные структуры поведения", реализуемые на основе процесса "сенсомоторной селекции", специфичной для каждого вида. Его исследования были также посвящены сенсомо-торному научению, формированию условных рефлексов с элементами предвидения, описанию межвидовых агрессивных контактов, анализу игр животных и многим другим проблемам. Многие выводы и теоретические положения Бейтендийка остаются малоизвестными и по сей день, хотя лежат в русле концептуальных и методологических подходов, свойственных сравнительной этологии.

У. Джеймс. Один из основоположников современной психофизиологии американский ученый Уильям Джеймс (1842–1910) дал определение инстинкта как "способности действовать целесообразно, но без сознательного предвидения цели, и без предварительной выучки производить данное целесообразное действие" (Джеймс, 1902). Приводя примеры целесообразности инстинктивных действий, Джеймс отмечает, что нервная система животного обеспечивает "предорганизованный комплекс" реакций, который, однако, вызывается не простой стимуляцией, а "чувственными впечатлениями, восприятием или образом". Он считал необходимым допустить, что каждое существо рождается приспособленным к восприятию определенных объектов среды, подобно тому как ключ соответствует замку (сравните с "ключевыми стимулами": 3.4).

Представления Джеймса об инстинктах включали и другие понятия, которые предвосхитили концепции классической этологии. В частности, он постулировал представления о специфической мотивации, о критических периодах в формировании инстинктивных действий и об их взаимодействии с навыками в ходе приобретения животным индивидуального опыта.

Интересно отметить, что Джеймс не согласился с распространенной в его время точкой зрения, что ввиду высокого уровня развития интеллекта человек обладает малым числом инстинктов. Он, напротив, утверждал, что у человека больше различных инстинктов, чем у

животных, которые, однако, оказываются "замаскированными" его способностью к обучению и мышлению. Это представление впоследствии получило подтверждение и развитие в работах по этологии человека (см.: 4.9).

Важно, что концепция инстинкта была для Джеймса лишь частью его общих представлений о поведении. Для объяснения феноменов поведения он привлекал представления о существовании трех четких механизмов, среди которых инстинкт был третьим, а первыми двумя соответственно – идеомоторный механизм произвольных действий и навык, который представлялся ему как своего рода "короткое замыкание" сознательных действий при повторениях произвольных актов.

У. Мак-Дугалл. Уильям Мак-Дугалл (1871–1938), знаменитый англо-американский психолог, автор "Введения в социальную психологию", создал теорию "психической целенаправленности". В соответствии с ней, инстинкт (но не в понимании этологов.– Прим, авторов) не только регулирует поведение, но обеспечивает также и основу для субъективного опыта, стремления и направленности к цели. Он полагал, что все наши желания исходят из инстинктов. Эмоции, а также чувства, желания и стремления составляют субъективный аспект инстинкта, тогда как результирующее поведение, достигающее цели, есть объективный аспект инстинкта, общий для человека и животных. Он считал, что все поведение человека инстинктивно по своему происхождению и лишь видоизменяется под влиянием опыта. По его мнению, для объяснения действий человека недостаточно предположить у него наличие идеи о действии. Более важно и существенно объяснить, почему он хочет действовать именно так. Мак-Дугтал приводил столь обширный, практически бесконечный перечень инстинктов человека, что он наглядно демонстрировал слабые места его концепции. "Заблуждения номинализма", обнаружившиеся в его стремлении "назвать", а значит, как ему представлялось, и объяснить этот феномен, также были очевидны. Д. Дьюсбери (1981) считает, что концепция Мак-Дугалла внушила психологам весьма скептическое отношение к теории инстинкта. В полной мере оно выявилось лишь позднее, когда в спорах между этологами и психологами стала зарождаться современная концепция поведения.

2.4.

Возникновение этологии как самостоятельной науки

Начиная с середины 30-х годов XX в., одним из направлений в изучении поведения становится этология. Она возникла на основе данных, накопленных зоологией (в основном орнитологией), и руководствовалась принципами эволюционного учения. Это направление развивалось сначала как альтернатива строго лабораторной науке, какой была сравнительная психология. Благодаря контакту этологов с популяционной биологией и генетикой возникли такие современные направления науки о поведении, как социобиология и генетика поведения. Более того, активная конфронтация концепций этологов и приверженцев сравнительной психологии со временем уступила место попыткам синтеза этих направлений (см.: Хайнд, 1975; Гороховская, 1998).

Логическим продолжением работы этологов по функциональным поведенческим адаптациям является и экоэтология – то направление современной науки о поведении, в котором оценивается "энергетическая" сторона активности животного. Поведение рассматривается здесь с точки зрения "затрат" и "выигрышей" как в плане выживания индивида, так и в плане создания благоприятных условий для существования популяции или вида (см.: 6.5.1). Логическое развитие сравнительной этологии составляют исследования инстинктивных компонентов поведения человека (см.: 4.7).

Основоположники этологии определяли ее как "объективное изучение инстинктивных движений" (Н. Тинберген) или как "морфологию поведения животных" (К. Лоренц). Наиболее полное и исчерпывающее определение этологии следующее: "Этология – это изучение жизни особи и ее поведения в естественной для нее среде". Этологические исследования должны были удовлетворять по крайней мере следующим необходимым условиям. Они должны:

1) базироваться на количественной оценке данных;
2) включать сравнительный анализ полученных результатов;
3) учитывать экологическую специфику вида;

4) анализировать филогенетические корни данной формы поведе ния;
5) учитывать особенности развития данной формы поведения в он тогенезе.

Н. Тинбергену (Tinbergen, 1963) принадлежит наиболее краткая и четкая формулировка тех основных проблем, вокруг которых концентрируются интересы практически всех исследователей поведения. Согласно его определению, анализ поведенческого акта только тогда можно считать полноценным, если после разностороннего описания его феноменологии исследователь пытается определить:

- какие факторы регулируют его проявление;
- каковы пути его формирования в онтогенезе;
- каковы пути его развития в филогенезе;
- каковы его приспособительные функции?

Эти знаменитые "четыре вопроса Тинбергена" фактически являются лаконичной формулировкой теоретической основы современной науки о поведении. Использование этого подхода в конкретных исследованиях практически всегда оказывается плодотворным.

Термин "этология" встречается в научной литературе начиная с трудов Ж. Сент-Илера, который определял ее как изучение признаков поведения животного в естественной для него среде. Однако впоследствии разные авторы употребляли этот термин в весьма различных значениях. Широкое распространение в своем исходном значении термин получил в 30-е, а особенно в 40-е годы XX в. Ни предшественники этологии (Ч. Уитмен, У. Крэг, О. Хейнрот и др.), ни ее основоположники (К. Лоренц и Н. Тинберген) первоначально не называли себя этологами. Однако затем этот термин стали употреблять, поскольку была необходимость отличать специалистов по изучению поведения животных в естественных условиях от сравнительных психологов в Европе и бихевиористов в США, работавших преимущественно аналитическими методами в лабораториях.

Этология изучает поведение животного в его естественном окружении. Полное описание поведения (с использованием объективных методов регистрации – магнитофонных записей, кино- и видеосъемки, хронометража) берется за основу составления этограм-мы – перечня характерных для вида (популяции или группы животных) поведенческих актов. Этограммы животных разных видов подвергаются сравнительному анализу, который лежит в основе изучения эволюционных и экологических аспектов поведения. Для этой цели этологи используют все многообразие видов животных – от беспозвоночных до человекообразных обезьян. В 70-е годы были начаты этологические исследования поведения человека (ЕЫе-Eibesfeldt, 1967; 1972; 1975 – см.: 4.9). При изучении поведения в процессе индивидуального развития этологи используют и лабораторные методы. Один из них – воспитание животного в изоляции от действия определенных факторов внешней среды (депривацион-ный эксперимент, см.: 7.4).

Ведущая роль в создании и развитии этологии как самостоятельной науки принадлежит К. Лоренцу (см.: 3.1), а также Н. Тинберге-ну (см.: 4.1), в трудах которых были заложены основы этого научного направления.

2.5.

Проблема инстинкта в трудах российских ученых

На протяжении всей истории отечественных экспериментальных исследований поведения животных, начиная с И.П. Павлова, в них неизменно преобладал интерес к проблеме обучения и его физиологическим механизмам. Однако наряду с этим некоторые исследования по подходам и тематике были близки к этологам. Ниже мы кратко перечисляем основные из них.

В.А. Вагнер. Большой вклад в сравнительное изучение поведения животных внес талантливый русский биолог и зоопсихолог Владимир Александрович Вагнер (1849–1934). Он был первым из отечественных естествоиспытателей, кто обратился к систематическому изучению поведения животных разного уровня развития. Ему принадлежат, в частности, исследования особенностей строительства гнезд птицами разных видов, а также уникальные исследования особенностей строения паутины у разных видов пауков. Вагнер пришел к выводу, что степень сходства поведения (в данном случае связанного с плетением паутины) разных видов пауков отражает степень их таксономической близости. Благодаря этому он смог

проследить общность черт "строительного поведения" таксономических групп животных, дивергировавших миллионы лет назад.

Представления Вагнера об эволюционном происхождении инстинктов и значении сравнительного изучения поведения для разработки проблем филогенеза в целом предвосхитили ряд положений этологии. В монографии "Биологические основы сравнительной психологии", опубликованной в 1913 г., он писал: "Если инстинкты по своим основным свойствам и генезису подлежат тем же законам развития, что и морфологические признаки, то из этого уже само собой следует, что их сравнительное изучение может и должно иметь совершенно такое же значение для вопросов филогении, как и данные сравнительной морфологии" (Вагнер, 1913. Т. 2. С. 308).

В.М. Бехтерев. В центре научных интересов Владимира Михайловича Бехтерева (1857–1928) стояла проблема человека. Крупнейший вклад в науку составили его труды по анатомии мозга и невропатологии. Он ввел понятие сочетательного (т.е. условного) рефлекса как приобретенного свойства нервной системы (его первая публикация на эту тему относится к 1907 г.), а также представление о сложных органических рефлексах, т.е. инстинктах, механизм которых он также считал чисто рефлекторным. Бехтерев полагал, что источником знания о поведении и работе мозга человека и животного являются объективное наблюдение и эксперимент, а не субъективный анализ поведения. Он ставил своей целью создать широкое учение о личности, которое служило бы основой для воспитания человека и преодоления аномалий его поведения. Созданная Бехтеревым (1926) комплексная теория получила название "рефлексологии".

Концепция инстинкта и павловская физиология. Проблема "наследования условных рефлексов"

Как известно, еще в начале века И.П. Павлов создал новое направление в физиологии, которое он назвал учением о высшей нервной деятельности. Оно представляет собой глобальную концепцию физиологических основ поведения человека и животных, которую развивали и продолжали многочисленные ученики и последователи И.П. Павлова, представлявшие так называемую "павловскую школу".

В основе учения Павлова о высшей нервной деятельности лежал так называемый рефлекторный принцип.

После смерти И.П. Павлова в 1936 году павловская школа стала приобретать в СССР черты монополии, а в 50-е годы стала господствовать в отечественной физиологии. Подобное доминирование в тот период автоматически означало осуждение (а зачастую и подавление) иных точек зрения и других научных направлений (см.: 2.6).

Эти особенности развития отечественной науки о поведении породили своего рода терминологический барьер между ней и зарубежной наукой, так как не предпринималось попыток сделать полученные факты понятными представителям других научных направлений. Это стало причиной долгой изоляции нашей науки. В результате даже в настоящее время такие важные и очень содержательные понятия, как тип высшей нервной деятельности, свойства основных нервных процессов (возбуждения и торможения) – подвижность и уравновешенность, понятие об анализаторах и т.п. – остаются малоизвестными мировой науке.

Хотя в отечественной биологии господство этого учения на долгие годы (до начала 70-х годов) отодвинуло на задний план практически любые другие подходы к изучению поведения, тем не менее, наряду с изучением закономерностей формирования условных рефлексов, в лабораториях Павлова как при его жизни, так и впоследствии изучали и некоторые аспекты "безусловнорефлекторной деятельности". Понятие "инстинкт" физиологами павловской школы практически не употреблялось и подвергалось осуждению за его "нерефлекторный" характер, а "правильным" предлагалось считать существование "цепей безусловных рефлексов", но не инстинктивных актов.

Поскольку различия между двумя концепциями (инстинкт – цепи безусловных рефлексов) без проведения специальных исследований улавливаются достаточно трудно, многие поколения физиологов, изучавшие поведение, это положение просто взяли на веру.

Отголоски такого подхода достаточно часто встречаются в критических замечаниях в

адрес этологии "с позиций павловского учения", которые можно найти практически в любом отечественном учебнике или пособии по поведению и/или высшей нервной деятельности, вышедшем в 50–80-е годы (см., например: Воронин, 1965; Слоним, 1967).

Один из примеров исследований, выполненных под руководством И.П. Павлова, но выходивших за рамки физиологии условного рефлекса, – опыты С.Н. Выржиковского и Ф.П. Майорова (1933). Они изучали роль внешних факторов в развитии поведения щенков, которых выращивали в изоляции от сородичей – своего рода депри-вационный эксперимент (см.: 7.4). Эта работа по своему подходу и результатам вполне совпадала со сферой интересов этологов и их предшественников.

И.П. Павлов был также одним из немногих физиологов, изучавшим в эксперименте возможность наследования тех особенностей поведения, которые приобретаются индивидуумом в течение жизни. Подробная история этих исследований, объективная оценка их результатов, а также умозрительные выводы, сделанные из этих работ в угоду господствовавшей идеологии, можно найти в статье Н.Ф. Суворова и В.Н. Андреевой (1990). В ней, в частности говорится, что первоначально И.П. Павлов не занимался генетическими проблемами, а в 1913 г. на Конгрессе физиологов высказал предположение, что "некоторые из условных рефлексов позднее наследственно превращаются в безусловные". Позднее сотрудник Павлова Н.П. Студенцов опубликовал результаты своих экспериментов, в которых скорость выработки условных рефлексов возрастала от поколения к поколению. Эти данные были подвергнуты серьезной критике со стороны известных генетиков Н.К. Кольцова и Т.Г. Моргана. Проверкой этих данных и усовершенствованием методики работы с экспериментальными мышами занялся другой сотрудник Павлова – Е.А. Ганике. Учитывая полученные им результаты и критику генетиков, Павлов заявил, что его не следует причислять к сторонникам наследования условных рефлексов. В последние годы жизни И.П. Павлов принял решение начать длительный эксперимент по изучению генетики темперамента собак. На биологической станции, основанной в Колтушах под Ленинградом, предполагалось изучать именно генетику высшей нервной деятельности (подробнее о генетических исследованиях поведения собак см.: 8.6.1).

Л.А. Орбели. Леон Абгарович Орбели (1882–1958) был одним из наиболее выдающихся учеников И.П. Павлова. Он внес существенный вклад в развитие медицины, в физиологию вегетативной нервной системы, эволюционную физиологию и биохимию, а также в формирование современных представлений о закономерностях становления поведения. На основе наблюдений и экспериментов Орбели сделал вывод о существовании процесса созревания врожденных поведенческих реакций, входящих в видоспецифичес-кий репертуар, которые, как он специально подчеркивал, не следует смешивать с поведением, приобретенным в результате опыта. Его обобщения в области эволюции мозговых функций затрагивали сложную проблему прогрессивного развития новых, более высокоорганизованных форм деятельности мозга, которые обеспечивали наиболее сложный уровень поведенческих адаптации видов.

Согласно представлениям Л.А. Орбели, процесс прогрессивной эволюции сопровождался увеличением пластичности поведения. Он также отстаивал представления о главенствующем значении иерархического принципа организации функций в процессе эволюции мозга и об иерархической структуре поведенческого акта.

Важную роль в формировании современных взглядов на происхождение высших психических функций человека сыграла гипотеза Л.А. Орбели (1949) о том, что в процессе эволюции существовали промежуточные этапы развития сигнальных систем, т.е. был переходный уровень отражения психикой реальной действительности: "Мы должны себе представлять какие-то промежуточные этапы, которые обеспечили возможность использования символов вместо реальных объектов и реальных явлений". Эти представления получили блестящее подтверждение в современных исследованиях способности к обобщению и использованию символов у высших позвоночных.

Представления Л.А. Орбели об эволюции мозга и поведения послужили отправной точкой для бесчисленных работ массы его последователей, многие из которых даже не были его

непосредственными учениками. В честь этого ученого регулярно проводятся представительные совещания по проблемам сравнительной и эволюционной физиологии и биохимии. Научные взгляды и независимая гражданская позиция Л.А. Орбели сделали его главным объектом нападок представителей идеологизированной науки, апофеозом которых стала "павловская" сессия АН СССР 1950 г. (см.: 2.6).

С.Н. Давиденков. Сергей Николаевич Давиденков (1880–1960) – блестящий представитель отечественного естествознания, который не занимался исследованиями собственно поведения животных, но идеи которого в области неврологии, эволюции психики, генетики и патопсихологии оказали большое влияние на развитие отечественной науки и продолжают оставаться очень важными, в частности, для развития генетики поведения. Он работал в тесном сотрудничестве с И.П. Павловым, будучи его основным консультантом по вопросам патофизиологии высшей нервной деятельности человека.

С.Н. Давиденков первым привлек внимание к проблеме выбора адекватного для анализа признака при проведении генетических исследований патологии психики человека. Он полагал, что нормальный фенотип (как отдельные признаки, так и интегральные характеристики поведения и/или психики) обеспечивается работой сложной системы множества генов. Суммарный эффект работы этой системы и создает адаптивность организма. В то же время, генетические дефекты, выражающиеся в грубой патологии как строения, так и функции нервной системы, имеют значительно более простую архитектуру. Таким образом, индивидуальная изменчивость в работе нервной системы и в поведении может иметь разное происхождение. Он предположил, что чем меньше филогенетический возраст данной функции, тем более вариабельной она оказывается.

С.Н. Давиденков развивал также представления о существовании "парадокса нервно-психической эволюции". Суть этого парадокса заключается в том, что колоссальная пластичность мозга человека имеет оборотную сторону – возрастающую подверженность патологическим состояниям. Последнее есть результат упомянутой выше изменчивости (в том числе и наследственной) эволюционно более молодых мозговых функций и сохранения этих изменений в генофонде вследствие особенностей биологии *Homo sapiens* как вида (т.е. вследствие фактического прекращения действия естественного отбора). Представление о "парадоксе нервно-психической эволюции" Л.В. Крушинский (1986) привлек для трактовки некоторых проблем рассудочной деятельности животных.

П.К. Анохин. Петр Кузьмич Анохин (1898–1974) возглавил оригинальное и плодотворное направление отечественной нейрофизиологии, успехи которого получили всеобщее признание. Будучи учеником И.П. Павлова, Анохин (1968) исследовал физиологические основы компенсации функций при поражении ЦНС с точки зрения функциональной перестройки работы отдельных мозговых структур. В его экспериментах в 30-е годы удалось создать хирургическим путем анастомозы между рядом нервов и оценить физиологические последствия таких вмешательств. Так, например, в результате анастомоза между блуждающим и лучевым нервами центральное представительство n. vagus начинало получать аномальную афферентную импульсацию от лучевого нерва. В результате стимуляция кожи лапы вызывала у подопытной собаки приступ кашля и/или рвоту. И наоборот, периферические мышцы начинали сокращаться в ритме дыхания. Эти исследования показали, что выполнение физиологической функции обеспечивается не только рефлекторной дугой, но и воздействием периферии на центр. Это было одним из первых экспериментальных свидетельств существования физиологической обратной связи – явления, которое в последующих работах П.К. Анохина получило название обратной афферентации.

В дальнейшем, наряду с многими другими проблемами, П.К. Анохин, его ученики и коллеги экспериментально и теоретически разрабатывали проблемы системной работы ЦНС в условиях формирования ответа организма на внешние раздражители. Экспериментальные данные, полученные как в "чисто" условнорефлек-торных экспериментах, так и при параллельной регистрации суммарной электрической активности ряда структур мозга и активности отдельных нейронов, позволили ему сформулировать концепцию "функциональной системы". Еще в 1937 г. П.К. Анохин дал этому понятию такое определение: "группа нервных

образований с соответствующими рабочими органами на периферии, которые выполняют специфическую и четко определенную функцию". В дальнейших исследованиях школы Анохина понятие функциональной системы было центральным и претерпело определенные изменения. Одним из первых в отечественной и мировой физиологии Анохин привлек внимание к феномену "обратной афферентации", который в дальнейшем стал известен как принцип отрицательной обратной связи (этот же принцип представляет собой краеугольное понятие кибернетики). Важным этапом развития взглядов П.К. Анохина было введение им представления о системогенезе, т.е. о закономерностях развития функциональных систем (Анохин, 1948).

Наиболее полное концептуальное описание функциональной системы (на примере формирования условного, рефлекса) как итог многочисленных исследований школы П.К. Анохина охватывает ее основные этапы. Условный рефлекс рассматривается как результат сложного многокомпонентного процесса. Ведущим системообразующим фактором считается достижение определенного "конечного" результата, соответствующего потребностям организма в данный момент. Начальный узловой механизм функциональной системы – "афферентный синтез". Это комплекс физиологических процессов, состоящий из нескольких "функциональных блоков" – доминирующей мотивации, обстановочной афферентации (всей суммы внешней и внутренней стимуляции, получаемой мозгом в обстановке эксперимента), так называемой "пусковой афферентации" и памяти. В результате интеграции этих процессов происходит "принятие решения". Именно оно определяет "конечный результат" процесса: на основе "афферентного синтеза" выбирается один из множества вариантов ответа организма. Как следствие этого уменьшается число степеней свободы в действии функциональных систем других уровней и формируется программа действий. Параллельно с ней создается так называемый "акцептор результатов действия", т.е. нервная модель будущих (ожидаемых) результатов, некий идеальный образ. Возникающее на следующей стадии эфферентное возбуждение ведет к определенному действию и результату. Информация о параметрах результата через обратную связь (обратную аффе-рентацию) воспринимается акцептором результатов действия для сопоставления с ранее сформированной ("идеальной") моделью. Если параметры результата не соответствуют предсуществующей модели, то возникает новое возбуждение, которое должно произвести соответствующую коррекцию. Акцептор результатов действия направляет активность организма вплоть до момента достижения желаемой цели (см. также: Котляр, Шульговский, 1979).

Для многочисленных учеников и последователей П.К. Анохина теория функциональных систем служила и служит теоретической канвой для формулировки определенных физиологических задач и для объяснения полученных в экспериментах результатов, однако ее прогностические возможности оказываются, как правило, невысокими, по-видимому, в связи с чрезвычайно общим характером исходных формулировок. Тем не менее, концепция функциональной системы была и остается одним из широко распространенных в отечественной науке подходов к рассмотрению механизмов целостного поведения (Анохин, Судаков, 1993).

2.5.1. ИССЛЕДОВАНИЯ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ В ПРИРОДЕ

Начиная с середины 60-х годов в СССР растет число исследований поведения животных, проведенных в естественных и приближенных к ним условиях. Эти работы были и остаются достаточно разнообразными по содержанию, но по своим методам и задачам сходны с этологическими. Во-первых, это были труды зоологов, работавших в заповедниках, заказниках и просто в научных экспедициях и накопивших огромный запас наблюдений за поведением диких животных в природе. Ряд таких работ (Грачев, Ишадов, Перлов и Смирнов, Турянин, Федосенко и др.) был опубликованы в сборнике "Поведение млекопитающих. Вопросы териологии" (1977) и представлял несомненную новизну и ценность. Во-вторых, это были специальные этологические исследования. Во многих из них было изучено поведение тех видов млекопитающих, которых классические этологи еще не касались (Махмутов, Гольцман и др., Соколов и Данилкин).

Эти работы существенно расширили спектр изученных видов и таксономических групп млекопитающих по сравнению с теми, которые были изучены ранее. В частности, было описано

поведение морских млекопитающих (Крушинская, Лисицына, 1983; Яблоков и др., 1972), копытных (Баскин, 1986) и хищных – представителей семейств псовых (Поярков, 1986; Бадридзе, 1987; 1997; Никольский, Фроммольт, 1989; Овсянников, 1993; Крученкова, Гольцман, 1994), кошачьих (Матюшкин, 1977; Руковский, 1977) и медведей (Беликов, Куприянов, 1977; Пажетнов, 1985; 1991). В значительном числе работ авторы сочетали наблюдения за животными в естественных условиях и в вольерах, что позволяло уточнить многие, недоступные при наблюдениях только в природе, детали поведения, в том числе связанные с организацией сообществ и коммуникации у целого ряда видов (например, Гольцман и др., 1977; 1994; В.М. Смирин, Ю.М. Смирин, 1991). Наряду с этим проводились исследования поведения приматов (Фирсов, 1977; 1993;'Дерягина, 1986), птиц (Панов, 1978; 1983) и грызунов (Гольцман и др. 1977; Никольский, 1984, 1992; Пошивалов, 1985; Мешкова, Федорович, 1996; и др.).

В эти же годы появилось новое направление в фундаментальных, начатых еще при жизни И. П. Павлова исследованиях высшей нервной деятельности человекообразных обезьян в Колтушах. В дополнение к лабораторным экспериментам, посвященным сравнительной оценке разных видов памяти обезьян, их способности к подражанию, формированию довербальных понятий, Л.А. Фирсов (1977, 1993) в течение ряда лет исследовал поведение шимпанзе в условиях, приближенных к естественным. С этой целью в течение нескольких полевых сезонов группу шимпанзе выпускали на небольшой озерный остров в Псковской области. Исследователи наблюдали за тем, как воспитанные в неволе шимпанзе осваивают природные корма, строят гнезда, избегают опасности. Для анализа орудийной деятельности обезьян были созданы специальные установки, получить пищу из которых можно было только при помощи орудий – палок, выломанных в ближайшем лесу. Наряду с этим в природных условиях были повторены опыты 'на выбор по образцу, где в качестве стимулов использовались не геометрические фигуры, как это практикуется в лабораториях, а растения, цветы, веточки, палочки и другие природные объекты. В процессе наблюдений велась киносъемка, и на ее основе был создан фильм "Обезьяний остров".

Авторы не пользовались терминами этологии и были далеки от ее установок при планировании своей работы, но во многом использовали этологические методы. Как бы то ни было, работа оказалась чрезвычайно плодотворной. Благодаря ей выводы, сделанные на основе лабораторных экспериментов, были проверены и обогащены наблюдениями в естественной среде обитания.

В 70-е годы М.А. Дерягина (1986) начала цикл сравнительных исследований манипуляционной активности приматов. Разработанный ею метод количественного анализа этой важнейшей формы поведения, которая составляет основу пищедобывательного, гнездостроительного, орудийного и других видов поведения, был основан на иерархической модели поведенческого акта (по Н. Тинбергену; см.: 4.2). Позднее М.А. Дерягина обратилась к сравнительному анализу разных видов коммуникации у приматов, сочетая наблюдения за животными в вольерах (зоопарки), а также в полуестественных условиях Сухумского питомника. Использованные ею методы объективной количественной регистрации поведения можно рассматривать как непосредственное продолжение и развитие этологических методов.

Существенный прогресс в изучении химической коммуникации млекопитающих был достигнут благодаря работам сотрудников академика В.Е. Соколова (1928–1998). Под его руководством были исследованы, в частности, особенности феромонального контроля поведения целого ряда видов млекопитающих – копытных, грызунов разных групп, морских млекопитающих.

Тогда же в ряде лабораторий были проведены исследования различных аспектов формирования поведения животных в онтогенезе (Понугаева, 1973; Хаютин, Дмитриева, 1991; Бадридзе, 1987). Еще раньше (в 50-е годы) в Институте цитологии и генетики СО АН СССР (Новосибирск) под руководством Д.К. Беляева начался уникальный селекционный эксперимент по отбору серебристо-черных лисиц (а затем норок и серых крыс) на "ручной" и "агрессивный" типы поведения (Трут, 1978, 1987; см. также: 8.6.2). Над проблемами генетики поведения животных работали также в Институте физиологии АН СССР им. И.П. Павлова в Колтушах в лаборатории сравнительной генетики поведения (В.В. Пономаренко) и в лаборатории генетики

высшей нервной деятельности (Н.Г. Лопатина), а также в лаборатории физиологии и генетики поведения на биологическом ф-те МГУ под руководством Л. В. Крушинского.

Кратко упомянем о некоторых исследователях.

Л.М. Баскин (1986) в течение многих лет изучал социальную структуру стад северных оленей. Одним из оригинальных аспектов его работы был анализ традиционных приемов оленеводов с точки зрения этолога. Он пришел к выводу, что успешное взаимодействие человека с многотысячными стадами этих животных базируется на тонком знании особенностей их поведения.

Сначала 70-х годов В.С. Пажетнов (1985; 1991) исследует онтогенез и экологию поведения бурого медведя. Многолетние наблюдения (подробнее см.: 5.5.2) позволили описать закономерности формирования пищевого, исследовательского и оборонительного поведения у медвежат первого года жизни и использовать эти знания для разработки метода выращивания медвежат-сирот, при котором их можно выпускать в дикую природу практически без риска возвращения к человеку и без угрозы для его безопасности.

Я.К. Бадридзе (1987) провел уникальное физиолого-этологическое исследование развития хищнического, запасательного и охотничьего поведения ряда видов крупных хищных, уделив основное внимание волку (см.: 5.5.2) и его реинтродукции в среду обитания.

Работы В.С. Пажетнова и Я.К. Бадридзе представляют собой пример принципиально новых возможностей, которые обеспечивают тонкое знание поведения животных для решения некоторых проблем охраны и восстановления фауны.

В.М. Смирин (1931–1990) был не только зоологом, но и талантливым художником-анималистом, причем на протяжении всей своей жизни он старался объединить в своей работе и сделать равноценным научное и художественное творчество.(Ю.М. Смирин, Э.М. Смирина, 1996). Владимиру Моисеевичу принадлежит описание репертуара поведения целого ряда видов млекопитающих, часть из которых занесена в "Красную книгу". Материалом для него послужили многолетние наблюдения за животными в природе во время экспедиций в самые разные регионы Союза (Средняя Азия, Казахстан, Камчатка и др.). Наряду с этим в течение многих лет он изучал поведение и этологическую структуру популяций бурундуков, летяг и некоторых других мелких млекопитающих, колонии которых он поддерживал на Звенигородской биостанции МГУ.

Благодаря уникальным рисункам работы В.М. Смирина приобрели особое значение. В течение многих лет он трудился над созданием иллюстрированного атласа млекопитающих фауны бывшего СССР. Это был итог его этологических исследований, зафиксированный в виде больших серий зарисовок зверей с натуры, общее количество которых превысило 4000 листов. Многие виды (моржей, котиков, лосей, горалов и др.) ученый наблюдал и рисовал в природе. В условиях неволи он изучал и рисовал таких животных (например, мышевидных сонь, цокоров), которых крайне затруднительно не только рисовать, но и просто встретить в природных условиях. Эти серии включали зарисовки животных каждого вида в процессе общения друг с другом в самых разных жизненных ситуациях и в разном возрасте (см. рис. 2.1–2.3).



17-дневные детеныши открывают глаза и активно ходят внутри норы





Трехнедельные песчанки свободно бегают и кормятся на поверхности, но сильно отличаются от взрослых размерами



Песчанка переносит детенышей

Рис.2.1. Рисунки В.М. Смирина, сделанные в экспедициях и при проведении наблюдений в условиях, приближенных к естественным. *Слева* — "поющая" степная пищуха; *справа* — большие песчанки: детеныши разного возраста и мать с детенышем

поведения птиц, этологической структуры популяций и видообразования (Панов, 1978, 1983).

Трагическая гибель не позволила Владимиру Моисеевичу закончить свой уникальный труд, который еще ждет своего издателя. На рис 2.1 представлены несколько его эскизов из

книги "Звери в природе" (Смирин, Смирин, 1991), а на рис.2.2 и 2.3 из статьи Гольцмана и др. (1977) показаны схваченные художником наиболее характерные позы большой песчанки, имеющие тот или иной смысл в зависимости от контекста социальных отношений в группе. Е.Н. Панов. Последовательные и фундаментальные исследования поведения птиц, которые можно рассматривать как творческое Развитие классической этологии, принадлежат Евгению Николаевичу Панову. Он прошел хорошую школу полевой орнитологии и одним из первых в нашей стране начал использовать профессиональную звукозаписывающую аппаратуру для анализа коммуникационного поведения птиц. Глубокий знаток поведения птиц в естественных условиях, он выполнил серии сравнительных исследований различных аспектов социального поведения каменок, сорокопутов, чаек и других групп видов. На основе огромного фактического материала, собранного в многочисленных экспедициях, и глубокого знания мировой литературы он смог создать ряд фундаментальных концепций механизмов коммуникационного поведения, им удалось дать точную характеристику "антиагрессивных", "антисоциабельных", "анксиогенных и анксиолитических" (т.е. модулирующих страх и тревогу) эффектов большого числа психотропных средств. Памяти рано умершего В.П. Пошивалова была посвящена международная конференция, на которой выступали его ученики и коллеги, а также исследователи, активно работающие в области фармакоэтологии (см.: Этологическая фармакология, 1997). В настоящее время исследование действия новых фармакологических препаратов на видоспецифическое поведение животных является необходимым этапом обшей оценки их психотропного действия.

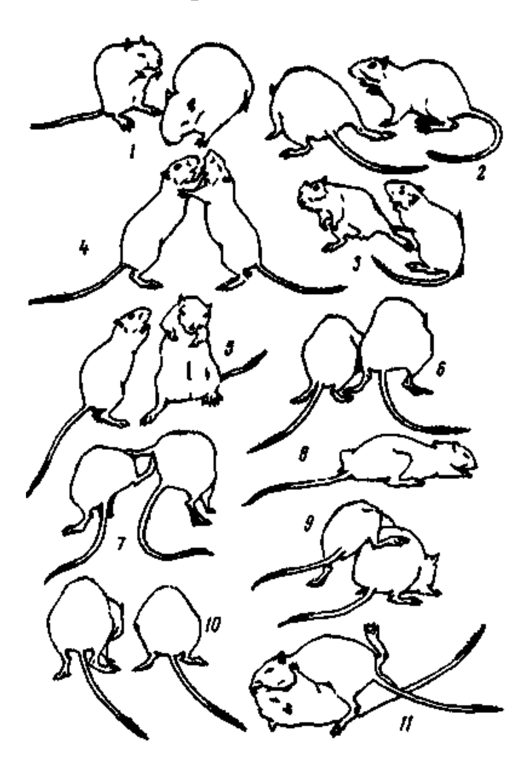


Рис.2.3. Рисунки В.М. Смирина. Позы двух зверьков (большая песчанка) на разных этапах развития агрессивного столкновения (*Гольцман и др., 1977*). 1 — у зверька слева — защитная стойка, у зверька справа — боковая поза угрозы; 2 — зверек слева угрожает (боковая стойка), зверек справа защищается; 3 — "боксерская" стойка у зверька слева, защитная стойка у зверька справа (который сильно испуган); 4 — отталкивание противника передними лапами в вертикальной стойке; 5 — вертикальная стойка у зверька слева и "боксерская" — у зверька справа; 6 — теснение противника из боковой угрожающей стойки; 7 — удары задними лапами из боковой угрожающей стойки; 8 — "распластывание" на полу в перерыве между схватками; 9-замирание противников в ходе борьбы; левый зверек замер в позе боковой стойки с закинутой на спину противника задней ногой; 10 — противники замерли в боковых угрожающих стойках; 11 — поза в ходе схватки, в которой противники часто замирают

Е.Н. Панов – автор ряда блестящих научно-популярных книг о разных аспектах поведения животных (Панов, 1970а, б). В качестве редактора переводов книг классиков этологии (прежде всего К. Лоренца и Н. Тинбергена), а также автора предисловий к ним Е.Н. Панов сделал доступными широкому читателю исследования по этологии и способствовал широкому распространению представлений об этой науке.

В.П. Пошивалов (1947–1988) – отечественный этолог и фармаколог, который внес большой вклад в формирование современных представлений о фармакологической регуляции видоспецифическо-го поведения животных. Он работал преимущественно с лабораторными грызунами и приматами.

В.П. Пошивалов тоже имел дар художника, и созданные им это-логические атласы видоспецифического поведения лабораторных грызунов и приматов – блестящее подтверждение этого (Пошивалов, 1978; Пошивалов и др., 1987). Им написано много статей и ряд монографий (см.: Вальдман, Пошивалов, 1984; Пошивалов, 1985; Poshivalov,

1986). В.П. Пошивалов по праву считается основателем оригинального направления экспериментальной медицины – "фармакоэтоло-гии", которая, по его определению, "изучает характер и механизмы действия психотропных средств на внутривидовое поведение животных в естественных или лабораторных условиях" (Пошивалов, 1985). Как известно, этологический метод предполагает регистрацию и всесторонний анализ большого числа единиц поведения, для чего необходимы четкая идентификация актов поведения и поз, а также система их классификации. С этой целью были созданы "Этологические атласы .. " (см.выше). Той же задаче объективной количественной регистрации поведения лабораторных животных служил созданный В.П. Пошиваловым (1977) полуавтоматический прибор "Этограф", ставший прообразом современных электронных следящих устройств для изучения поведения животных. Примером последних могут быть приборы фирмы "Noldus", включающие не только аппараты слежения и регистрации, но

и соответствующее уникальное программное обеспечение.

Предметом фармакологических исследований В.П. Пошивалова, его коллег и учеников стало социальное и агрессивное поведение лабораторных грызунов. Используя эти биологические модели и точные методы регистрации и классификации видоспецифического

2.5.2. МЕТОДЫ СОВРЕМЕННОЙ ЭТОЛОГИИ. КРАТКИЙ ОЧЕРК

Со времени проведения классических работ основоположников этологии К. Лоренца и Н. Тинбергена прошло много лет. Все эти годы продолжали проводиться наблюдения за поведением животных, в результате чего был накоплен огромный материал, который может составить тысячи страниц специальных трудов. Основной интерес исследователей привлекали такие аспекты поведения животных, как социальная организация (гл. 5), эволюционные корни поведения (гл. 6), онтогенез (гл. 7), способность к обучению и решению элементарных логических задач, генетика поведения (гл. 8).

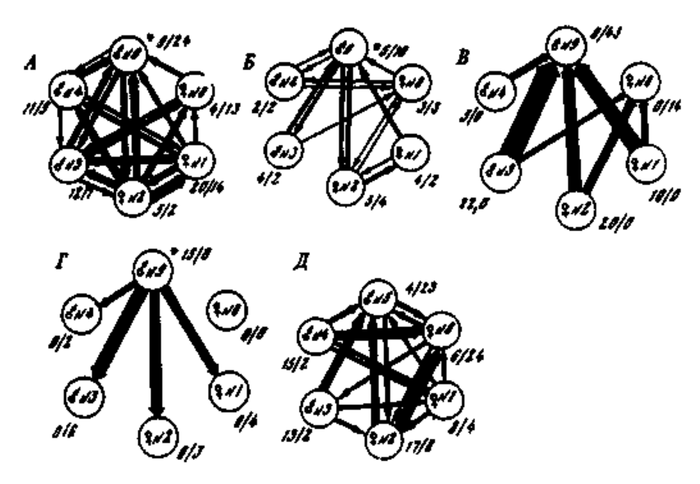


Рис.2.4. **Примеры социограмм, построенных на основе количественной оценки частоты различных поз каждой из песчанок (*из работы Гольцмана и др., 1977*). На этих социограммах толщина стрелок пропорциональна числу взаимодействий между зверьками; направление стрелок показывает, кому это действие адресовано. В знаменателе дроби, стоящей около обозначения каждого из зверьков, указано общее число действий, направленных на данное животное со стороны всех партнеров по группе. В числителе — общее число действий данного зверька, направленных на всех членов группы. А — следования за данным членом группы и подходы к нему; Б — обнюхивание "нос к носу"; В — пролезание под партнером; Г — перелезание через партнера; Д — обнюхивание "нос к носу" в другой группе песчанок**

Все эти направления исследования поведения животных базируются на строгих количественных методах, которые предполагают не только объективную регистрацию наблюдаемых феноменов, но и досконально знание "репертуара" поведенческих актов соответствующего вида.

Регистрация "этограммы", т.е. всей последовательности поведенческих актов и поз животного, наиболее часто используется при наблюдениях за животными как в естественных условиях, так и при содержании их в клетках или вольерах достаточно большого размера. В последнем случае на основе этограмм можно составить соответствующие "социограммы" – диаграммы, графически демонстрирующие частоты проявления тех или иных актов поведения при общении особей в группах (рис. 2.4). Экспериментальные подходы, используемые при исследовании поведения в лаборатории, не всегда требуют столь подробного протоколирования, однако знание особенностей видоспецифического поведения данного вида животных необходимо и в этих случаях (см.: Alleva et al., 1995). Цели объективной количественной регистрации поведения животных разных видов служат многочисленные автоматические и/или полуавтоматические приборы, снабжаемые в последние десятилетия электронными программами обработки данных. Такие экспериментальные установки и программы либо разрабатываются самими экспериментаторами (например, Пошивалов, 1977; Wolfer, Lipp, 1992), либо конструируются и создаются специальными фирмами (например, "LKB", "Noldus" и др.). В любом случае исследование поведения животных на современном этапе практически всегда основано на точных количественных оценках.

2.6.

Исследования способности животных к обучению

В работах перечисленных выше ученых преимущественное внимание было обращено в основном на инстинктивное поведение. В этом разделе мы упомянем тех исследователей, в чьих работах закладывались основы изучения проблем индивидуального приспособления, т.е. таких форм поведения, как привыкание, обучение, рассудочная деятельность, – авторов, чьи работы оказали наибольшее влияние на последующее развитие науки о поведении в целом или связаны с проблемой мышления животных.

Э. Торндайк. Первой попыткой экспериментального изучения высших психических функций животных следует считать работу английского ученого Эдварда Торндайка (1874–1949), ученика У. Джеймса (см.: 2.3). Его работы послужили логическим обоснованием бихевиоризма и сравнительной психологии (см.: 1.3). Торндайку принадлежит первое систематическое экспериментальное исследование поведения животных в контролируемых лабораторных условиях. Появление таких работ диктовалось стремлением противостоять антропоморфизму в трактовке поведения, который был характерен для науки того времени и в яркой форме проявился в книге Романе -са "Animal intelligence" (1881).

Торндайк первым из психологов применил к изучению психики животных экспериментальный подход, введенный в психологию человека немецким психологом В. Вундтом (1832–1920) в противовес господствовавшему в ней в тот период методу интроспекции. В своей книге "Интеллект животных", изданной еще в 1898 г., он утверждал, что решение задачи является интеллектуальным актом, и что "правильное" движение появляется как результат активных действий индивида путем последовательного перебора различных манипуляций.

Широкую известность принесли Торндайку его опыты с так называемыми "проблемными ящиками". Эта идея была подсказана ему К. Ллойд-Морганом (см.: 2.3), собака которого самостоятельно отпирала садовую калитку. Воссоздание подобной ситуации в эксперименте представлялось в то время удобной моделью для изучения разума животных. В этих опытах животное (чаще всего кошка) помещалось в запертый ящик, выйти из которого можно было только при совершении определенного действия (нажатия на педаль или рычаг, открывающий задвижку). После множества беспорядочных движений (проб), которые в своем большинстве бывают неудачными (ошибки), животное совершает нужное действие (случайный успех) и впоследствии выполняет его быстрее и чаще, чем сначала.

По Торндайку, исходным моментом поведенческого акта является наличие так называемой проблемной ситуации, т.е. таких внешних условий, для приспособления к которым у организма нет готового двигательного ответа. Решение проблемной ситуации определяется взаимодействием организма как единого целого со средой. Выбор действий организм осуществляет активно, а формирование действий происходит путем упражнений. Концепция Торндайка была сформулирована в ряде законов:

1) *закон упражнения* – сила связи между реакцией на ситуацию с самой ситуацией пропорциональна частоте повторения таких со впадений;

2) *закон готовности* – повторение таких совпадений изменяет го товность организма к проведению нервных импульсов;

3) *закон ассоциативного сдвига* – если при одновременном действии стимулов один из них вызывает реакцию, то и другие приобрета ют способность вызывать ту же самую реакцию (законы 1–3 были известны в психологии и ранее, но Торндайк перенес смысловой акцент с постулирования формирования ассоциаций внутри нервной системы на установление связей между движениями и внешними событиями);

4) *закон эффекта* – любой акт, приводящий в данной ситуации к положительному эффекту, далее ассоциируется с ней, так что если ситуация повторяется вновь, то выполнение этого акта ста новится более вероятным, чем прежде; напротив, любой акт, оказывающий в данной ситуации отрицательное воздействие на животное, при ее повторении появляется с меньшей вероят ностью.

Своими экспериментами Торндайк существенно расширил арсенал методов объективного изучения поведения. Введенные им в практику лабораторного исследования методы (в том числе и метод "проблемных ящиков") позволяли количественно оценивать ход процесса

научения. Торндайк первым ввел графическое изображение успешности выработки навыка – "кривую научения". Переход к строгой количественной оценке проявлений поведения животных в эксперименте сделал Торндайка основоположником сравнительной психологии. Зарождение этого направления было толчком для создания в Америке ряда лабораторий (гл. 1).

Кроме того, работа Торндайка впервые позволила экспериментально разделить различные формы индивидуального приспособительного поведения, показав, что в основе действий, которые воспринимаются как проявление разума животных, могут лежать более простые процессы – прежде всего обучение методом проб и ошибок (см. также: 2.7).

Работы Торндайка велись в те же годы, что и работы другого основоположника науки об обучении – И.П. Павлова, однако на протяжении многих лет они совершенно не были связаны друг с другом.

Дж. **Уотсон.** Американский психолог (орнитолог по своим исходным интересам) Джон Уотсон (1878–1958) сыграл огромную роль в развитии науки о поведении животных. Он был родоначальником бихевиоризма (см.: 1.3), на многие десятилетия ставшего доминирующим направлением изучения поведения, по крайней мере в США (см.: Уотсон, 1925). Он начинал работать в тот период, когда в психологии господствовали идеи интроспекционизма, согласно которым предметом психологии было содержание сознания. В противоположность этому Уотсон выдвинул положение, что предметом психологии является поведение животных и человека, т.е. комплекс секреторных и мышечных реакций организма на внешние стимулы. Анализ поведения, согласно Уотсону, должен быть строго объективным, а описание психологических процессов следует свести к соотношениям между стимулом, действующим на организм, и реакцией на него, т.е. поведением. Именно от слова "поведение" (behavior) и получило название новое направление. Объективный учет поведенческих актов, доступных для наблюдения, должен стать, по мнению Уотсона, основой экспериментального анализа психики.

"Стимул", "реакция", "ответ", "образование навыка" и т.д. – вот понятия, которыми должен оперировать психолог вместо того, чтобы использовать такие термины, как "сознание", "психическое состояние", "интеллект" и т.д.

Сформулированные Уотсоном принципы бихевиоризма получили дальнейшее и разноплановое развитие в работах теоретиков обучения: К. Халла, Э. Толмена, Б. Скиннера, Е. Газри (см. подробнее: Ярошевский, 1997).

Э. Толмен. Американский психолог Эдвард Толмен (1886– 1959) – выдающийся представитель необихевиоризма. Его психологическая система основывалась на признании совместимости бихевиоризма с другими направлениями в психологии, в том числе с гештальт-психологией (см.: 1.3). Подобно У. Джеймсу (см.: 2.3), Толмен был убежден, что животные ведут себя целенаправленно, однако его представления были совершенно лишены антропоморфизма. Он считал, что схема Уотсона "стимул–реакция" наивна и недостаточна для описания поведения, поскольку сводит его к совокупности элементарных ответов на стимулы, так что поведение как таковое теряет свое своеобразие.

На основе многочисленных экспериментальных исследований процесса обучения у крыс (главным образом с помощью лабиринтов) Толмен выдвинул представление о том, что животное учится выявлять смысловые связи между стимулами ("что ведет к чему"), причем усвоенное обнаруживается в исполнительной деятельности только частично. Сего точки зрения, в процессе обучения животное приобретает знания (cognition) обо всех деталях ситуации, которые сохраняются в такой форме (внутренние представления), чтобы их можно было использовать, когда они понадобятся. Тем самым животное создает "когнитивную карту", или "мысленный план", всех характеристик лабиринта, а затем строит свое поведение с его помощью. Образование "мысленного плана" может происходить и в отсутствие подкрепления (латентное обучение).

Для объяснения полученных им экспериментальных фактов Толмен ввел представление о существовании в рамках бихевиористской схемы "стимул–реакция" так называемых промежуточных переменных, т.е. внутренних процессов, которые "вклиниваются" между стимулом и ответной реакцией и опосредуют двигательную реакцию (которая в этом случае называется зависимой переменной) на стимул (называемый независимой переменной). К

промежуточным переменным он относил, в частности, мотивацию и формирование мысленных (внутренних) представлений. Сами эти процессы, по его мнению, должны быть исследованы строго объективно – по их функциональному проявлению в поведении.

При описании поведения животных Толмен использовал также такие понятия, как "ожидание" *(expectation),* "гипотезы" *(hypotheses),* "знак-гештальт" *(sign-gestalt),* "познавательные, или когнитивные, карты, мысленный план" *(cognitive maps)* и др. Свою концепцию Толмен изложил в капитальном труде "Целенаправленное поведение у животных и человека"! ("Purposive behavior in animals and men"), изданном в Лондоне в 1932 г. Взгляды Э. Толмена (1997) легли в основу многих современных исследований когнитивных процессов у животных, включая экспериментальный анализ формирования пространственных представлений (O'Keefe, Nadel, 1978) и зачатков мышления (см.: также: 1.1).

И.П. Павлов. И.П. Павлов (1849–1936) был наряду с Торндай-ком основоположником экспериментального исследования процесса обучения у животных, выделив его "элементарную единицу" – условный рефлекс.

В дальнейшем метод условных рефлексов послужил одним из основных способов объективного изучения физиологических механизмов приобретенного поведения животных. На его основе сформировалось одно из ведущих направлений современной физиологии – учение о высшей нервной деятельности. Как известно, в силу особенностей внутриполитической обстановки в СССР сторонники идей Павлова вскоре после его смерти монополизировали эту область науки, подвергнув жесткой критике практически все другие концепции и направления физиологии, причем эта критика базировалась не на научных, а на идеологических позициях. Западные научные течения (в том числе этология, зоопсихология, бихевиоризм и гештальт-психология) также подвергались ожесточенной критике, а результаты их исследований по этой причине почти не доходили до научной общественности.

Подобные тенденции стали господствующими после так называемой "Павловской сессии" АН СССР в 1950 г. На этой сессии была сделана попытка официально утвердить право на существование в физиологии лишь одного исследовательского направления – созданной академиком К.М. Быковым теории "кортико-висцеральной патологии". По словам В.В. Парина, последователи этой теории отвергали как "порочные" все реально существующие факты, которые не укладывались в рамки концепции. Вплоть до середины 60-х годов практически каждое научное сообщение – статья или доклад – в обязательном порядке должны были упоминать о "единственно верном научном направлении материалистической науки" в области физиологии – павловском учении.

Эта подгонка "под Павлова" или "под Быкова" превращала учение Павлова об условных рефлексах из научного направления в набор догм, следовать которым надлежало не только в области высшей нервной деятельности, но и в общей физиологии, медицине и психологии.

Мы не имеем возможности сколько-нибудь подробно останавливаться на описании учения о высшей нервной деятельности. Отметим однако, что вклад идей, представлений и экспериментальных данных, полученных в лабораториях самого И.П. Павлова (1952, 1973) и его учеников, действительно очень велик.

В последние годы Павлов вплотную Подошел к необходимости изучения генетики высшей нервной деятельности (см.: 2.5 и 8.2.1). В тот же период в его лаборатории проводились исследования некоторых интеллектуальных способностей человекообразных обезьян, которые позволили ему высказать представления о наличии у животных более высокого уровня интегративной деятельности мозга, чем условный рефлекс (см. также: 2.7).

Л.Г. Воронин. Из многочисленных учеников И.П. Павлова мы упомянем Леонида Григорьевича Воронина (1908–1983), который начинал свой путь экспериментатора в Колтушах под руководством Л.А. Орбели (см.: 2.5), но большую часть жизни работал в МГУ. Начиная с 1953 г. и до конца жизни он возглавлял созданную им на биологическом факультете кафедру высшей нервной деятельности. Работы Л.Г. Воронина и его учеников были посвящены исследованию условнорефлекторной деятельности животных разных таксономических групп, имеющих разный уровень развития мозга. Этот, как тогда говорили, филогенетический подход был своего рода продолжением начатой Торндайком характеристики способности к обучению у

животных разного уровня организации. Подтвердив ранее установленные факты отсутствия принципиальных различий в скорости формирования простых условных рефлексов у животных с высокоразвитым мозгом и у представителей относительно примитивных групп, исследователи перешли к сравнительной оценке формирования так называемых "цепей" условных рефлексов (см.. Воронин, 1984). По мысли Л.Г. Воронина, они были отражением возможностей аналитико-синтетической деятельности мозга животных соответствующего уровня организации. Он рассматривал данные этих экспериментов как подтверждение правильности "павловского" тезиса об исключительной роли условного рефлекса как единицы поведения в целом.

Наряду с этим Леонид Григорьевич внес весомый вклад в развитие отечественной приматологии. В 50-е годы он организовал экспедицию в Африку за обезьянами. Животные были предназначены для созданного при его участии питомника в Сухуми, который долгие годы (до грузино-абхазского конфликта) был центром разнообразных медицинских и физиологических исследований.

Базируясь на результатах собственных исследований и данных мировой литературы, Л.Г. Воронин (1977) обобщил представления об особенностях формирования условных рефлексов разной сложности у животных, стоящих на разных ступенях развития нервной системы. Поскольку эта классификация базировалась на огромном фактическом материале, она оказалась очень полезной и успешно используется последующими поколениями физиологов высшей нервной деятельности. Л.Г. Воронин считал, что в процессе эволюции животных возникло по крайней мере шесть уровней нервных механизмов приобретенного поведения: согласно его терминологии, это суммационная реакция, угасательная реакция, условный рефлекс, несамовосстанавливающийся после угашения, истинный условный Рефлекс, комбинационные условные рефлексы и абстрактно-логические условные связи (Воронин, 1977).

Развитие нейрофизиологии с разнообразными экспериментальна-ми подходами и методами не могло не коснуться и исследования условнорефлекторных процессов. На кафедре высшей нервной деятельности МГУ под руководством Л. Г. Воронина было проведено множество разнообразных, а зачастую пионерских исследований в этой области. В настоящее время трудно найти хотя бы одну область нейрофизиологии и физиологии поведения в России (и в странах СНГ), где не работали бы воспитанники Леонида Григорьевича или где не использовались бы полученные им и его учениками данные. В этом отношении нельзя переоценить его вклад в развитие российской нейрофизиологии и высшей нервной деятельности.

И.С. Бернташвили. Иван Соломонович Бериташвили (или Бери-тов; 1884–1974) – один из крупнейших отечественных физиологов, основатель грузинской школы физиологии. Он создал уникальный подход к исследованию целостного поведения животного, точнее, к исследованию его когнитивных способностей, названных им термином "поведение, направляемое образом". В разработке своих представлений Бериташвили (1932, 1974) смог избежать прямого давления официальной павловской доктрины, оставаясь в то же время в течение определенного времени на позициях рефлекторной теории. Он провел ряд исследований на собаках, в которых продемонстрировал наличие у этих животных способности к формированию пространственных представлений и "психонервных образов" объектов внешней среды. Термин "психонервный", по мнению Бериташвили, подчеркивал материалистическую природу явления. Его использовали, чтобы дистанцироваться от психологического подхода, который в тот период рассматривался как идеалистический.

И.С. Бериташвили (1932) полагал, что ряд форм поведения регулируется целостным "представлением" (или "образом") о той внешней среде, в которой находится животное и в которой протекают его поведенческие акты. В этом "представлении" отражены те объекты среды, которые существенны для организации поведения. Необходимые знания приобретаются в процессе активной ориентировочно-исследовательской деятельности и хранятся в памяти.

И.С. Бериташвили выделял следующие виды поведения: прирожденное (инстинктивное); индивидуальное поведение, направляемое образами; автоматизированное индивидуально-приобретенное (ус-ловнорефлекторное) поведение. На основе своих исследований он постулировал существование трех типов корковых механизмов, которые обусловливают

каждый из названных типов поведения. Одним из достижений тбилисской школы физиологии было изучение эволюции образной памяти в ряду позвоночных. Более детальное исследование этих видов памяти у приматов провел позднее Л.А. Фирсов (1972, 1993).

Концепция И.С. Бериташвили имела много существенных элементов, общих с современной концепцией "когнитивных карт", основанной Толменом (см.: 2.6) и развиваемой, начиная с 70-хгодов, нейрофизиологами на Западе (O'Keefe, Nadel, 1974).

2.7.

История изучения проблемы мышления, или рассудочной деятельности, животных

Предположение о том, что у животных имеются какие-то элементы мышления, неизменно сопутствовало изучению их поведения, начиная с самых ранних этапов этой науки. Как уже упоминалось, первоначально понятие "разум" использовали главным образом как альтернативу понятию "инстинкт". Им обозначали любые индивидуальные формы приспособительного поведения, в подавляющем большинстве случаев связанные с обучением.

В четкой форме предположение о наличии у животных зачатков разума впервые высказал Ч. Дарвин (1959), считавший, что, наряду с инстинктами и ассоциациями, они обладают и "способностью к рассуждению"*. Обсуждая этот вопрос в "Происхождении человека", он подчеркивал, что "разница между психикой человека и высших животных, как бы она ни была велика, это, конечно, разница в степени, а не в качестве".

Гипотеза о наличии у животных элементов мышления имела для Дарвина принципиальное значение в связи с решением вопроса о происхождении человека. Однако с момента своего появления она вызывала серьезные возражения и до сих пор не получила окончательного признания ни у физиологов и психологов, ни, в особенности, у философов. Одна из причин этого – опасение быть обвиненными в антропоморфизме, другая – догматическая убежденность в уникальности высших психических функций человека. В связи с этим исследования проблемы мышления животных всегда были не столь многочисленными, как анализ других форм поведения. В книгах Я. Дембовского (1963), Л.В. Крушинского (1986), а также Э.В. Ерахтина и А.Н. Портнова (1984) подробно описаны основные исследования в этой области, проведенные до середины 70-х годов, поэтому мы остановимся только на наиболее важных или отсутствующих там данных.

' Первый переводчик "Происхождения видов" И.М. Сеченов перевел использованный Дарвином термин "reasoning" как "рассуждающая способность". Исходя из этого, Л.В. Крушинский ввел в физиологию термин "рассудочная деятельность", который он употреблял как синоним терминов "мышление", "разум", "разумное поведение".

2.7.1. ПЕРВОЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВО НАЛИЧИЯ ЭЛЕМЕНТОВ МЫШЛЕНИЯ У АНТРОПОИДОВ

В качестве прелюдии к подлинно научному исследованию проблемы высших психических функций животных можно рассматривать уже упомянутые работы Торндайка (см.: 2.6). Идея метода проблемных ящиков была подсказана ему К. Ллойдом-Морганом, который видел, как его собака открывала задвижку калитки, и расценил это как проявление интеллекта. Наблюдая за решением сходных задач в условиях эксперимента, Торндайк пришел к выводу, что интеллект животных позволяет им действовать только путем проб и ошибок и постепенно обучается правильной реакции, поэтому в его монографии "Animal intelligence" (1911) говорится только об этой стороне интеллекта животных, а к описанию собственно зачатков мышления она отношения не имела. Тем не менее, это было первое систематическое экспериментальное исследование высших психических функций животных в контролируемых лабораторных условиях.

Первое экспериментальное доказательство наличия у животных элементов разумного поведения было получено в 20-е годы немецким ученым В. Келером.

В. Келер. Прусский психолог и философ Вольфганг Кслер (W. КоЫег, 1887–1967) первым попытался с помощью экспериментов ответить на вопрос, насколько различаются умственные способности человека и человекообразных обезьян. В 1913–1920 гг. он работал на острове Тенериф Канарского архипелага, на станции по изучению антропоидов, принадлежавшей

Прусской Академии наук. На острове имелась колония, состоявшая из 9 молодых обезьян (от 4 до 9 лет) и одной взрослой самки, что составляло достаточно большой для таких исследований материал. В. Келер предлагал шимпанзе решать несколько типов задач, достаточно разнообразных, но построенных по одному принципу, так чтобы животное могло достичь цели, только если "выявляло объективные отношения между элементами ситуации, существенные для успешного решения". В этом состояло их принципиальное отличие от "проблемных ящиков" Торндайка, где животное заведомо не могло "понять", как действует замок, открывающий дверцу клетки, хотя бы потому, что он находился снаружи и был скрыт от его глаз. Поэтому в опытах Торндайка животные могли действовать и действовали только методом проб и ошибок.

В опытах же В. Келера все компоненты, необходимые для решения задачи, находились в пределах "зрительного поля" животного и давали ему возможность решить задачу не путем проб и ошибок, а за счет улавливания структуры задачи.

Теоретический анализ поведения в данной экспериментальной ситуации проводился автором с позиций гештальт-психологии (см.: 1,3). На основании своих опытов, обобщенных в книге "Исследование интеллекта человекоподобных обезьян" (1925), В. Келер пришел к выводу, что шимпанзе способны к решению некоторых проблемных ситуаций не методом проб и ошибок, а за счет механизма, который он назвал "инсайтом", т.е. "проникновением", или "озарением" (от *"insighf),* – за счет улавливания связей между стимулами или событиями. В основе этого механизма лежит, по мнению В. Келера, тенденция не только автоматически реагировать на отдельные стимулы, но воспринимать всю ситуацию в целом, со всеми ее внутренними связями и благодаря этому принимать адекватное решение. Тем самым шимпанзе, по выражению Келера, "...обнаруживают такое рассудочное поведение, которое в общих чертах присуще человеку и которое обычно рассматривают как специфически человеческое" (Келер, 1925; с. 226).

В процессе исследований он описал также способность шимпанзе к орудийной и конструктивной деятельности. Эти наблюдения В. Келера также имели большое значение, поскольку использование животными орудий представлялось наиболее очевидной демонстрацией наличия у них элементов мышления. В настоящее время орудийная деятельность продолжает оставаться одной из популярных экспериментальных моделей для изучения этой формы поведения животных (Фирсов, 1987).

Работы В. Келера оказали огромное влияние на последующее развитие науки о поведении животных. Нет ни одного учебника, руководства или монографии по поведению, где они не были бы упомянуты в том или ином контексте. Впоследствии эти опыты были повторены в ряде лабораторий, а высказанные В. Келером представления многократно обсуждались, проверялись, подвергались критике и реинтерпретации. Как бы ни оценивать их сегодня, они явились важнейшим этапом в развитии науки о поведении.

2.7.2. ИССЛЕДОВАНИЯ МЫШЛЕНИЯ АНТРОПОИДОВ В 30-40-Е ГОДЫ

Вслед за работами В. Келера в 20–30-е годы появились многочисленные и разноплановые исследования поведения антропоидов, выполненные главным образом зоопсихологами. Подробная сводка этих работ есть в книге Я. Дембовского "Психология обезьян" (1963) и в послесловии к ней, написанном Н.Н. Ладыгиной-Коте, а более краткая – в книге Дж. Гудолл "Шимпанзе в природе: поведение" (1992).

В работах Р. Йеркса (Yerkes, 1943), Н.Н. Ладыгиной-Коте (1935; 1959), супругов К. и К. Хейс (K. and C. Hayes, 1951), Г.З. Рогин-ского (1948), Н.Ю. Войтониса (1949) и многих других были исследованы практически все стороны высшей нервной деятельности обезьян, описаны различные формы наглядно-действенного мышления, установлена способность к обобщению и абстрагированию, сделана попытка сопоставить онтогенез поведения антропоидов и человека. Благодаря этим работам стало известно, как шимпанзе воспринимают внешний мир, какова их способность к обобщению и на какие категории они могут подразделять окружающие их предметы. По словам Р. Йеркса (1943), "...результаты экспериментальных исследований подтверждают рабочую гипотезу, согласно которой научение у шимпанзе связано с иными

процессами, нежели подкрепление и торможение. ... Можно предполагать, что в скором времени эти процессы будут рассматриваться как предшественники символического мышления человека".

Поскольку искать элементы мышления представлялось наиболее логичным именно у высокоорганизованных животных, эксперименты проводились главным образом на антропоидах, так что один из более поздних исследователей говорил о господстве "шимпаноцент-ризма" в науке о поведении. Эти работы позволяли уточнить границу между психикой человека и животных, продемонстрировав уже на первых этапах исследований, что между ними нет непроходимой пропасти.

Подтверждение и развитие эти представления получили в 70–90-е годы в опытах с обучением антропоидов языкам-посредникам.

2.7.3. ИССЛЕДОВАНИЕ ЗАЧАТКОВ МЫШЛЕНИЯ У ЖИВОТНЫХ-НЕПРИМАТОВ

Наряду с работами на приматах, уже начиная с 30-х годов, рассматривался и другой аспект проблемы: существуют ли зачатки мышления у не столь высокоорганизованных позвоночных. Одной из первых попыток исследовать этот вопрос явились работы американских исследователей Майера и Шнейрлы (Maier, Schneirla, 1935). Исследуя способность белых крыс к решению задач на обходные пути, преодоление различных преград, а также к обучению в лабиринте, они пришли к выводу, что и грызуны обладают некоторыми зачатками рассудочной деятельности (reasoning). Основанием для такого заключения послужила обнаруженная у грызунов способность в новой ситуации "спонтанно интегрировать изолированные элементы прошлого опыта, создавая новую, адекватную ситуации поведенческую реакцию".

В отличие от этого, обучение, по их мнению, обеспечивает лишь ответ на сохраняющиеся в памяти признаки или воспроизводит за счет сходного состояния мотивации ранее уже осуществлявшиеся реакции.

Другой подход к поиску элементов разума у более низкоорганизованных животных – исследование способности к обобщению и формированию довербальных понятий – применил О. Келер.

О. Келер. Работы немецкого ученого Отто Келера (КоеЫег; 1889– 1974) составили важнейший этап в исследовании зачатков мышления у позвоночных-неприматов. О. Келер был коллегой и единомышленником К. Лоренца. В 1937 г. они основали и долгие годы издавали "Журнал психологии животных" (Zeitschrift ftr Tierpsy-chologie", позднее переименованный в "Ethology"), в котором были опубликованы многие исследования этологов.

О. Келер исследовал широкий круг проблем поведения животных, но основную известность получили его опыты по обучению птиц "счету", а точнее – оценке и оперированию количественными, и в особенности числовыми параметрами стимулов. На основании этих опытов он пришел к выводу о высокой способности птиц к обобщению количественных параметров стимулов и сформулировал представление о наличии довербального мышления ("unbenannten Denken", "thinking without words") не только у антропоидов, но и у некоторых позвоночных-неприматов. По его мнению, не речь привела к развитию у человека способности к обобщению, а наличие такой способности у наших древних животных предков явилось основой для возникновения речи. Такие же взгляды, исходя из общих представлений о закономерностях эволюции, высказывал также академик Л.А. Орбели (1949; см.: 2.5).

Так же как в классической этологии, в основе исследований О. Келера лежал сравнительный метод. И если классическая сравнительная этология обнаружила целый ряд общих для животных и человека элементов видоспецифического поведения, то исследования О. Келера были направлены на выявление черт сходства животных и человека в тех высших психических функциях, которые не были предметом непосредственного внимания этологов.

Работы О. Келера знаменовали собой начало нового этапа в методологии исследований поведения. Его подход характеризовался следующими особенностями. В отличие от большинства экспериментов своих предшественников, работы которых носили описательный характер и допускали в основном качественный анализ, он разработал методики,

обеспечивающие строгую контролируемость лабораторного эксперимента и количественный анализ получаемых данных.

О. Келер одним из первых во время опыта изолировал животных от экспериментатора, чтобы исключить возможность влияния бессознательно подаваемых им сигналов.

Принципиальной новизной отличалась и разработанная О. Келе-ром процедура опыта, согласно которой в процессе обучения постоянно меняли все второстепенные признаки (цвет, расположение, площадь поверхности и т.п.) стимулов, составляющих множество, кроме главного – числа элементов, входящих в его состав. Кроме того, все опыты записывались на кинопленку, что создавало новый, ранее никогда не достигавшийся уровень объективности регистрации и возможность последующего тонкого анализа результатов. К сожалению, все архивы лаборатории О. Келера погибли во время бомбежек Кенигсберга в конце второй мировой войны. Благодаря работам О. Келера "счет" у животных сделался такой же моделью для изучения зачатков мышления, как орудийная и конструктивная деятельность.

Проведение упомянутых и многих других исследований к началу 60-х годов изменило общие взгляды ученых на вопрос о существовании зачатков мышления у животных как эволюционной предтечи мышления человека. Сам по себе этот факт считался в общих чертах доказанным, и следующий логический этап в изучении рассудочной деятельности требовал:

а) более широкого сравнительного подхода, как это было характер но для бурно развивавшейся в тот период этологии;

б) исследования физиологических механизмов рассудочной деятель ности и их сопоставления с механизмами обучения;

в) дальнейшего углубленного исследования мышления антропои дов – для уточнения грани между психикой человека и животных.

Прогресс в решении первых двух проблем был достигнут в значительной мере благодаря работам Л. В. Крушинского и его лаборатории, которые были начаты в период заметного снижения интереса к этой проблеме. Принципиально важные достижения в решении третьей проблемы были получены в многочисленных американских исследованиях способности антропоидов к освоению языков-посредников.

Л.В. Крушинский. В современной отечественной биологии разработка многих проблем поведения животных неразрывно связана с именем профессора Леонида Викторовича Крушинского (1911 – 1984), одного из основателей кафедры высшей нервной деятельности биологического ф-та МГУ, которой он заведовал в последние годы жизни. Леонид Викторович обладал разносторонней биологической эрудицией и широким кругом научных интересов, включавших проблемы биологии развития, патофизиологии, генетики поведения, этологии, теории эволюции. Наряду с этим он прекрасно ориентировался в проблемах физиологии высшей нервной деятельности (павловской школы) и в 1937 г. был приглашен Л.А. Орбели в Колтуши в качестве консультанта запланированных еще И.П. Павловым работ по генетике типологических особенностей ВНД собак.

Леонид Викторович работал под руководством профессора М.М. Завадовского на кафедре динамики развития биологического факультета МГУ с начала 40-х г. и вплоть до ее разгрома после августовской сессии ВАСХНИЛ в 1948 г. В эти годы он выполнил серию работ по проблемам онтогенеза поведения и сформулировал оригинальную концепцию о соотношении врожденного и приобретенного в формировании целостного поведенческого акта (концепция так называемых "унитарных реакций")- Она была близка к соответствующим положениям классической этологии (см.: 7.3), достижения которой стали известны в бывшем СССР также в значительной мере благодаря деятельности Л.В. Крушинского.

В конце 50-х годов Леонид Викторович обратился к работам, принесшим ему впоследствии наибольшую известность. Они были посвящены проблеме элементарной рассудочной деятельности (РД) животных и продолжались до конца его жизни. Его работы представляли собой многоплановое физиолого-генетическое исследование зачатков мышления у широкого диапазона видов животных из разных таксономических групп. Это был период, когда подобные работы в СССР практически не проводились, да и за рубежом были крайне немногочисленны.

Следует отметить, что, хотя отечественная биология в целом, в том числе физиология животных и человека, казалось бы, глубоко восприняла эволюционную теорию и руководствовалась ею в своем развитии, именно гипотеза о наличии у животных элементов мышления вызывала скепсис и активное сопротивление представителей павловской школы. Между тем И.П. Павлов, на которого они обычно ссылались, в последние годы жизни признавал, что "было бы неоправданной претензией утверждать, что двумя описанными общими механизмами (временная связь и анализаторы) исчерпывается раз и навсегда вся высшая нервная деятельность высшего животного" (Павлов, 1949. С. 262–263).

Л.В. Крушинский был первым, кто привлек внимание коллег к этому высказыванию И.П. Павлова. Однако до недавнего времени ему не придавали должного значения, поскольку оно было сделано на так называемых павловских средах – семинарах, регулярно проводившихся в лаборатории при жизни И.П. Павлова, – и опубликовано после расшифровки стенограмм, отредактированных его учениками. В связи с этим работы Л.В. Крушинского по РД животных были встречены в штыки и долгое время сопровождались ожесточенной и неконструктивной критикой официальных кругов.

Л.В. Крушинский дал рабочее определение РД, предложил оригинальные методики ее лабораторного изучения, пригодные для тестирования представителей самых различных таксонов. Это позволило дать сравнительную характеристику развития рассудочной деятельности в ряду позвоночных, проанализировать некоторые аспекты ее морфофизиологических механизмов и роль в обеспечении адаптивности поведения. Новый подход включал также попытки изучения генетической детерминации и онтогенеза этой формы поведения. Иными словами, можно утверждать, что работы Л.В. Крушинского и его школы вполне отвечали сформулированным Н. Тинбергеном принципам всестороннего анализа поведения и долгие годы не имели аналогов ни в отечественной, ни в мировой науке.

На базе своих исследований Л. В. Крушинский сформулировал целостную концепцию физиолого-генетических основ рассудочной деятельности животных, которая обобщала все многообразие полученных им фактов и имела многочисленные точки роста, так как открывались перспективы дальнейших работ. Основные полученные им результаты и теоретические воззрения изложены в его книге "Биологические основы рассудочной деятельности" (1977, 1986), посмертно удостоенной Ленинской премии (1988) и переведенной на английский язык (Krushinsky, 1991). В 1991 и 1993 гг. были изданы два тома "Избранныхтрудов" Л.В. Крушинского, в которые вошли наиболее важные статьи из его научного наследия.

2.7.4. ОБУЧЕНИЕ АНТРОПОИДОВ ЯЗЫКАМ-ПОСРЕДНИКАМ

Если работы Л.В. Крушинского показали, что простейшие формы разумного поведения имеются у широкого круга позвоночных разных таксонов, то выявлению предпосылок для возникновения наиболее сложных форм мышления человека способствовали эксперименты по обучению антропоидов языкам-посредникам. По мере накопления данных о многообразных проявлениях сходства психики человека и человекообразных обезьян закономерно возникал вопрос о том, что и такая специфически человеческая черта, как способность к речи также может иметь какие-то зачатки у приматов. Попытки проверить такую возможность неоднократно предпринимались еще в начале века (см.: Линден, 1981; Фирсов, 1993). Правда, они заставили сделать вывод, что обезьяны говорить не могут. Однако еще в 20-е годы Р. Йеркс (Yerkes, 1925), а в 50-е годы украинские исследователи Л.И. Уланова (1950) и А.И. Счаст-ный (1972) высказывали мысль о том, что неудача этих опытов связана прежде всего с неспособностью обезьян к артикуляции из-за несовершенства голосового аппарата. Они предположили, что язык жестов был бы более органичным средством для общения с приматами.

Такой эксперимент был впервые осуществлен американскими учеными Беатрис и Алленом Гарднерами (B. Gardner, A. Gardner, 1969; 1985). В 1966 г. они приобрели 10-месячную самку шимпанзе и растили ее, как ребенка. С Уошо постоянно занимались воспитатели, которые при ней общались между собой только с помощью амслена – жестового

языка глухонемых. Предполагалось, что обезьяна будет подражать людям, но оказалось, что ее пришлось обучать специально. В возрасте 4 лет Уошо усвоила 130 знаков, к месту употребляла их, объединяла слова в небольшие предложения, придумывала новые знаки, шутила и даже ругалась (подробнее см.: 5.4.4.1).

Работа Гарднеров оказала огромное влияние на науку о поведении животных, на представления о происхождении мышления человека. Она имела резонанс, который можно сравнить, например, с интересом к опытам В. Келера.

Через год была опубликована первая из работ другого американского ученого – Дэвида Примэка (Premack, 1971), в которой шимпанзе Сару также обучали искусственному языку. Он был реализован в виде пластиковых жетонов, которые располагались в той или иной последовательности на магнитной доске.

Следует подчеркнуть, что основополагающие работы этого направления отражали существование в тот период двух, во многом антагонистичных направлений в изучении поведения животных – этологии и бихевиоризма. Супруги Гарднер, будучи биологами-эволюционистами, руководствовались принципами этологии. Они стремились к соблюдению биологической адекватности условий эксперимента, т.е. пытались включить элементы языка-посредника в естественную структуру поведения обезьяны. Не случайно, что одну из своих обобщающих работ (Gardner, Gardner, 1985) они посвятили основоположнику этологии Н. Тинбергену, так как именно он был одним из первых, кто блестяще сочетал тонкий аналитический эксперимент с наблюдением целостного поведения животного в естественной для него среде обитания.

В отличие от супругов Гарднер, Д. Примэк первоначально опирался на чисто бихевиористские представления. Он считал, что любое, в том числе и коммуникативное поведение может быть сформировано за счет "сочетания, совпадения и подкрепления", что надо выделить основные параметры, свойственные языку человека, а далее вести обучение в соответствии с этой программой. По его мнению, вся сложность при обучении шимпанзе языку таится в сложности той программы, в соответствии с которой исследователь должен сначала мысленно расчленить языковые навыки на некие элементарные единицы, а затем разработать программу тренировки, позволяющую ввести эти компоненты в поведение животного. Такая разница в подходах способствовала прогрессу в познании наиболее сложных форм высшей нервной деятельности приматов.

Вскоре после этих первых работ были начаты исследования в приматологическом центре Йеркса (в настоящее время он находится в г. Атланта, штат Джорджия). Д-р Дуэйн Рамбо и его коллеги "компьютеризировали" процесс общения с обезьяной. Они разработали установку, где обезьяна (первой была двухлетняя шимпанзе Лана) научилась нажимать клавиши, на которых были изображены лекси-граммы еще одного искусственного языка (йеркиш), также специально созданного для этой цели. Поскольку все "высказывания" Ланы регистрировал компьютер, авторы считали, что это повышает объективность данной методики по сравнению с двумя предыдущими. Лана научилась составлять фразы, которые она видела на дисплее, и могла стирать то, что считала ошибкой. Если порядок слов в них соответствовал английскому синтаксису, то машина выдавала ей подкрепление (Rumbaugh, 1973; 1984; 1991).

Эта методика позволила ответить на ряд вопросов, возникших в связи с более ранними работами. Ее продолжают интенсивно использовать до настоящего времени для решения ряда проблем, (см.: 5.4.4.4.). Именно с ее помощью были подтверждены ранее полученные данные об отсутствии разрыва в познавательных способностях человека и человекообразных обезьян и наметились новые подходы к изучению интеллекта животных. В настоящее время с ее помощью показано, что у шимпанзе при соответствующем воспитании спонтанно проявляется понимание устной речи (Savage-Rumbaugh, 1993).

Глава 3.

КЛАССИЧЕСКАЯ ЭТОЛОГИЯ В ТРУДАХ К. ЛОРЕНЦА И ЕГО ШКОЛЫ

3.1.

К. Лоренц. Краткая биографическая справка

Австрийский ученый Конрад Лоренц (1903–1989) начал свои научные исследования с наблюдений за поведением птиц в естественных и близких к естественным условиях. В своем поместье Альтенберг он содержал ручных и полуприрученных птиц разных видов.



Рис.3.1. **Конрад Лоренц** *(фото Х. Кашера)*

Наблюдая за их поведением, Лоренц убедился, что многие элементы поведения появляются у птиц сразу или вскоре после рождения, не требуя для своего формирования специального обучения или тренировки. Опыты с воспитанными в неволе утками и гусями позволили ему обнаружить явление запечатления – импринтинга (см.: 3.5 и 7.1), занявшее важное место в его более поздних представлениях о формировании поведения. Опыты с колонией полуручных галок и ручными воронами легли в основу первой крупной работы К. Лоренца о закономерностях внутривидовых отношений у птиц (Lorenz, 1935). Она положила начало той области этологии, которая занимается изучением структуры сообществ у животных (см.: глава 5).

К. Лоренц называет ряд ученых, чьи работы оказали прямое влияние на формирование его представлений. Это прежде всего Ч. Уитмен и О. Хейнрот (см.: 2.3), описавшие видоспецифические фиксированные комплексы действий (см.: раздел 3.3.2) у птиц и изучавшие на этой основе эволюцию поведения. В работах У. Крэга (см.: 2.3) Лоренц почерпнул и развил представление о двух фазах инстинктивного поведенческого акта – поисковой и завершающей (см.: 3.3.2), и о значении мотивационного состояния животного для осуществления поведенческого акта. Из работ Я. Юкскюля (см.: раздел 2.3) Лоренц заимствовал гипотезу о видоспецифическом характере восприятия животным внешней среды. Представление о биологически важных элементах среды, или так называемых "ключевых" раздражителях, впоследствии сыграло важную роль в теоретических построениях этологов (см.: 3.4). Наконец, при создании "гидравлической модели" (см.: 3.8) внутренних механизмов поведенческого акта Лоренц в значительной мере учитывал взгляды английского психолога У. Мак-Дугалла (см.: 2.3.9).

Значительная часть научной биографии Лоренца была связана с Институтом физиологии поведения имени Макса Планка в Баварии, директором которого он был с 1961 по 1973 г. Свои исследования Лоренц обобщил в ряде монографий, важнейшие из которых "Evolution and Modifications of Behavior" (1965) и "On Aggression" (1994, Lorenz, 1964). Не меньшее значение имеют его научно-популярные книги "Кольцо царя Соломона" (1978, 1993), "Человек находит друга" (1971, 1992), "Год серого гуся" (1984), которые отличаются доступностью изложения сложных научных проблем и исключительно полезны для знакомства с основами этологии.

В 1973 г. вместе с Н, Тинбергеном и К. фон Фришем К. Лоренц был удостоен Нобелевской премии за выдающиеся труды в области изучения поведения животных.

3.2.

Основные положения классической этологии

Как следует из предыдущего раздела, первоначально использованные К. Лоренцем факты были в той или иной мере известны и более ранним исследователям. Создавая свою "рабочую гипотезу поведения", он опирался не только на собственный экспериментальный материал, но творчески осмыслил и привел в единую систему представления своих предшественников. Большое значение имел также тот факт, что Лоренц уточнил применявшуюся для описания поведения терминологию, а также ввел ряд новых понятий.

В качестве единицы инстинктивного поведения К. Лоренц выделил "наследственные координации" или, как он позднее называл их, "эндогенные движения", т.е. видоспецифические (одинаковые у всех особей данного вида), врожденные (т.е. проявляющиеся в "готовом виде", без предварительной тренировки), шаблонные (т.е. стереотипные по порядку и форме исполнения) двигательные акты. Сейчас их принято называть фиксированными комплексами действий (ФКД).

В основу своей первоначальной концепции Лоренц положил деление поведения на врожденное (собственно инстинктивное) и приобретенное (сформированное за счет индивидуального опыта – обучения). Такое дробление в большинстве случаев он считает условным. Каждая реальная последовательность поведенческих актов рассматривается Лоренцем как "сцепление" инстинктов и обучения.

Подробнее вопрос о проблеме врожденного и приобретенного в трудах этологов рассматривается в главе 7.

Наследование видоспецифических особенностей в выполнении ФКД можно анализировать, изучая поведение гибридов первого поколения от скрещивания особей родственных видов, у которых это поведение четко различается, а также (что применимо в основном к насекомым) у особей с локальными мутациями, затрагивающими этот признак (см.: глава 8). Первые эксперименты в этом плане были проведены Ч. Уитменом и О. Хейнротом (см.: 2.3). Скрещивая близкие виды горлиц и уток, они обнаружили специфику наследственной обусловленности ФКД при ухаживании и демонстративном поведении. Для выяснения роли индивидуального опыта в их проявлении применялись так называемые депривацион-ные эксперименты с воспитанием молодых животных в изоляции от действия определенных факторов внешней среды (см.: 7.3.4).

3.3.

Структура поведенческого акта

Рассмотрим, каким образом Лоренц представлял себе структуру целостного поведенческого акта.

3.3.1. ПОИСКОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Поведение животного – это не всегда пассивная реакция на внешние раздражители. Во многих случаях, достигнув состояния специфической готовности к какому-то виду деятельности (например, готовности к размножению), оно активно ищет стимулы, при действии которых эта деятельность могла бы осуществиться. Так, в начале сезона размножения самцы территориальных видов птиц выбирают место для гнезда и охраняют занятый участок, ожидая появления самки. У ряда видов, образующих пары лишь на один сезон, самец в начале весны должен разыскивать самку. Вслед за У. Крэ-гом К. Лоренц называет эту фазу поведенческого акта поисковой (или аппетентной – *appetitive).* Поисковое поведение представляет собой изменчивый комплекс реакций и характеризуется "спонтанностью" (поскольку проявляется главным образом под влиянием внутренних стимулов) и пластичностью выполняемых во время нее движений.

Поисковая фаза оканчивается, когда животное достигнет ситуации, в которой может осуществиться следующее звено данной цепи реакций. Например, выбор гнездовой территории иногда ограничивается перелетом в определенное, ранее уже использованное место, а в других случаях требует и длительных поисков, борьбы с другими самцами, а при поражении – выбора нового участка. По представлению Лоренца, именно поисковая фаза поведенческого акта относится к категории целенаправленного поведения, так как совершаемые действия подчинены определенной цели, которая может быть достигнута разными путями.

Поисковая фаза, как и завершающий акт, строится на врожденной основе. В ходе онтогенеза эта основа дополняется приобретенными реакциями. Именно поисковое поведение является средством индивидуального приспособления животных к окружающей среде, причем это приспособление бесконечно разнообразно по своим формам. Основу формирования поискового поведения в онтогенезе составляют такие процессы, как привыкание и обучение во всех его многообразных формах. Именно к поисковой фазе поведенческого акта относятся и проявления элементарной рассудочной деятельности животных, когда для достижения цели животное в новой для него ситуации оперирует ранее сформировавшимися у него понятиями и уловленными им эмпирическими законами, связывающими предметы и явления внешнего мира (Крушинский, 1986). В рассматриваемом нами примере роль обучения может проявиться, например, в том, что участки и места для гнезд, выбираемые взрослыми опытными самцами, как правило, лучше, чем у птиц, размножающихся впервые.

Простая схема "поисковое поведение – ключевые стимулы – завершающий акт", которую

обычно используют для описания поведения, оказывается включенной в более сложную систему. Так, например, в некоторых случаях поисковое поведение приводит не к завершающему акту, а к такому сочетанию раздражителей, которое стимулирует следующую фазу поискового поведения. Например, весной с наступлением тепла у колюшки развивается поисковое поведение – выбор территории для гнезда. Когда найдена подходящая территория, начинается следующая стадия поискового поведения – строительство гнезда, а затем ухаживание за самкой. Для определения таких видов многостадийного поискового поведения ученик Тинбергена Дж. Берендс ввел понятие "иерархии поискового поведения".

3.3.2. ЗАВЕРШАЮЩИЙ АКТ

В отличие от вариабельного по форме поискового поведения непосредственное осуществление стоящей перед животным цели, удовлетворение руководившего им побуждения происходит в форме видоспецифических ФКД. Они лишены приобретенных элементов и могут совершенствоваться в онтогенезе только за счет созревания ответственных за них структур мозга, но не за счет обучения.

Типичные примеры таких ФКД – различные формы угрожающего и полового поведения, специфические позы "выпрашивания пищи", подчинения и др.

Подчеркивая тот факт, что реакции типа завершающих актов у всех представителей вида (или более крупной систематической категории) одинаковы и проявляются у молодых животных без специального обучения, К. Лоренц назвал их *эндогенными* движениями.

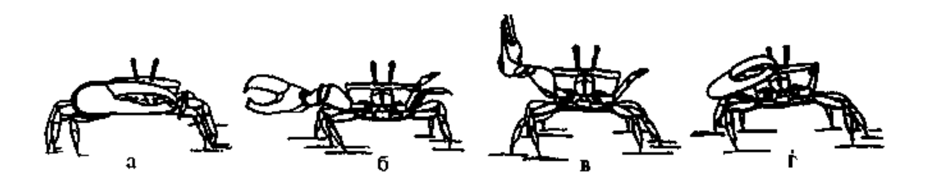


Рис.3.2. Пример типичного фиксированного комплекса действий “манящего” движения у крабов рода *Uca*. Краб сначала подтягивает клешню к телу (а), затем отводит ее вбок (б), поднимает вверх (в) и по дуге возвращает ее в исходное положение (г)

Именно реакции типа завершающих актов и представляют собой, по Лоренцу, инстинктивные движения в чистом виде, как это было определено выше. Как уже указывалось, такие реакции часто оказываются филогенетически более консервативными, чем многие морфологические признаки. Примерами их служит одновременное вытягивание крыла и ноги, а также шеи и крыла, наблюдаемое у всех птиц.

3.3.3. ЗНАЧЕНИЕ ПОНЯТИЯ О ЗАВЕРШАЮЩЕМ АКТЕ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ПОВЕДЕНИЯ

Введение понятия о завершающем акте было плодотворным прежде всего для изучения эволюции поведения. Оно позволило применить к изучению поведения принцип гомологизации, заимствованный из сравнительной анатомии, и успешно использовать его в систематике.

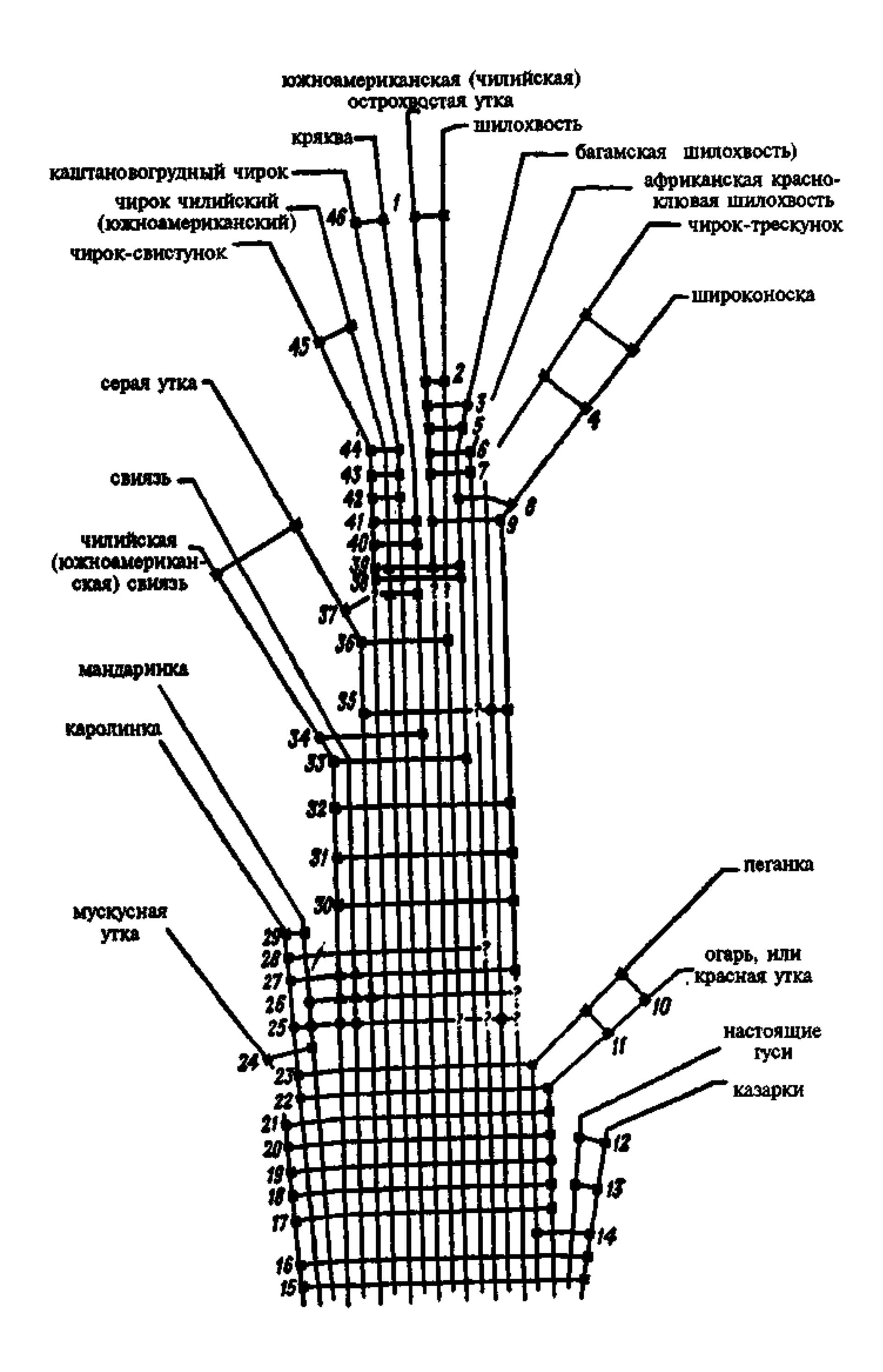
Рассматривая стабильные видоспецифические формы инстинктивного поведения, К. Лоренц вслед за Ч. Уитменом указывал, что зачастую они оказываются более древними и охватывают более широкую группу животных, чем некоторые морфологические признаки, на которых основывается систематика. Например, у ночной цапли рода *Nycticorax* церемония приветствия аналогична таковой у южноамериканской цапли рода *Cochlearious,* что указывает на их общее происхождение.

Морфологическая же структура, связанная с осуществлением этой церемонии, – оперение головы – устроена у этих видов совершенно по-разному, что свидетельствует о ее более позднем возникновении (см. также: 6.2).

В одной их своих работ Лоренц показал, насколько расширяются возможности систематики, если в качестве таксономических признаков использовать особенности поведения. Они позволят, в частности, дифференцировать виды, совершенно не различимые морфологически. Вскоре Лоренц подтвердил этот тезис, изучив ритуалы ухаживания у 16 видов уток (рис. 3.3).

Оказалось, что некоторые признаки, например "односложный писк" у птенца и "реакция

питья как сигнал мира", характерны для всех видов отряда утиных. Некоторые виды и семейства этого отряда отличаются друг от друга и по морфологическим, и по поведенческим признакам. Например, группа гусеобразных отличается от прочих утиных как по характеру писка подросшего птенца, так и однотонностью окраски. Между тем, в других случаях поведенческие признаки служат единственным достоверным отличием данного вида от близкородственных. Например, мускусные утки перед спариванием совершают характерные движения головой, как будто бы птица "нацеливается" клюнуть другую. Такая форма поведения не встречается у родственных мускусной утке видов и надежно отличает ее от всех остальных (рис. 3.4).



Вслед за Лоренцем другие исследователи подробно проанализировали многие систематические группы. В качестве примера можно указать исследование поз угрозы и

ухаживания у 15 видов пауков

Рис 3 5 Для самца трехиглой колюшки, еще одного излюбленного объекта этологов, в сезон размножения красное брюшко потенциального соперника является ключевым раздражителем, вызывающим агрессивное нападение Для тестирования агрессии этих рыбок использовали серию моделей, изображенных на рисунке Достаточно грубые, малопохожие на колюшку модели (4 нижние фигурки), но с нижней половиной, окрашенной в красный цвет, вызывают больше нападений, чем похожая на реальную колюшку модель, не имеющая красного брюшка

Рис.3.3. Признаки поведения и некоторые морфологические признаки у ряда видов семейства Analinae и нескольких видов гусей, которые можно использовать как таксономические *(Lorenz, 194I)*. Вертикальные и наклонные линии – виды и роды; каждая горизонтальная линия – поведенческий признак, имеющийся у вида, линию которого она пересекает; перекрест – отсутствие признака, кружок в месте перекреста – сильная выраженность и дифференциация признака. 1 – крик "гии", издаваемый шилохвостью; 2 – удлиненные средние перья хвоста; 3 – крик "ррр" возбужденной самки; 4 – голубые кроющие перья крыла; 5 – приподнимание передней части туловища при возбуждении; 6 – отчетливо клинообразная форма хвоста; 7 – пятнышки на боковой поверхности клюва; 8 – отсутствие свиста у селезней; 9 – ланцетовидные плечевые перья селезня; 10 – кроющие перья крыла белые, зеркальце зеленое, внутренние второстепенные перья красные; 11 – у подросших птенцов черно-белые пятна; 12 – многосложные крики подросших птенцов при контакте; 13 – подросшие птенцы окрашены однотонно; 14 – опускание шеи как демонстрация перед спариванием; 15 – односложный писк потерявшегося птенца; 16 – "смещенное" питье как сигнал мира; 17 – резонатор в трахее самца; 18 – окраска пухового птенца, сходная с окраской настоящих уток; 19 – зеркальце на второстепенных перьях крыла; 20 – клюв с пластинами, которые выполняют роль сита; 21 – двусложный писк птенца при контакте; 22 – "подстрекающая" церемония у самки; 23 – "смещенное" встряхивание как демонстрация; 24 – начальные движения "нацеливания" головой в демонстрации перед спариванием; 25 – "смещенная" чистка второстепенных перьев крыла самца; 26 – "групповая" демонстрация у селезней; 27 – звуки "барп"; 28 – "подстрекающее" движение (поворот головы назад "через плечо"); 29 – окраска перьев, заметная при "смещенной" чистке; 30 – предварительное встряхивание; 31 – "раскачивание" перед спариванием; 32 – снижающийся по громкости крик самки; 33 – свист селезня; 34 – поднимание "подбородка"; 35 – поворот головы затылком к самке; 36 – свист с "ворчанием"; 37 – движение "вверх-вниз"; 38 – демонстрация после спаривания с движением головы затылком назад; 39 – поза "голова вверх-хвост вверх"); 40 – окраска зеркальца, одинаковая у обоих полов; 41 – движение головы затылком назад; 42 – зеркальце черно-зеленого цвета; 43 – движение головой "затылком назад" как самостоятельное движение; 44 – двусложный крик чирка в сочетании со звуком "бэрп"; 45 – крик чирка без звука "бэрп"; 46 – кивки при плавании у самок Sallicidae и оборонительных поз у 15 видов богомолов, исследование поведения цихлидовых рыб и целый ряд других работ как на позвоночных, так и на беспозвоночных животных. Этологический анализ поведения большого числа видов семейства кошачьих, в том числе формирования охотничьих навыков и взаимодействий животных друг с другом в сопоставлении с данными по анатомии и экологии, позволил П. Лейхаузе-ну (Leyhausen, 1979) пересмотреть классификацию этого семейства и внести в нее некоторые изменения. Этологический анализ поведения кошки при нанесении "смертельного укуса" кратко рассмотрен в разделе 753

Важный этап в изучении эволюционных аспектов поведения составили работы Н. Тинбергена и его школы (главы 4 и 6).

3.4.

Врожденный разрешающий механизм и ключевые раздражители

Второе важное положение концепции Лоренца опиралось на тот факт, что многие инстинктивные действия проявляются только в ответ на определенные раздражители, которые были названы ключевыми, или релизерами. Так, например, для самца определенного вида птиц

в начале весны ключевыми будут стимулы, характерные для самок этого вида.

Характерно, что животные опознают эти раздражители уже при первом их появлении, без всякого индивидуального опыта. Например, красное пятно на брюшке рыбы обязательно вызывает агрессивную реакцию у любого самца колюшки, так как он воспринимает такую рыбу как соперника. Таким же образом самец будет реагировать на любой продолговатый предмет, напоминающий рыбу лишь в самых общих чертах, лишь бы нижняя его половина была красной (рис. 3.5).

Предполагалось, что эти стимулы снимают блокирующие механизмы в нервной системе самца и тем самым способствуют проявлению соответствующей инстинктивной реакции. Такой механизм снятия блока Лоренц назвал "врожденной схемой реагирования" В настоящее время более распространен предложенный английскими этологами термин "врожденный разрешающий механизм" (innate releasing mechanism). Для пояснения принципа его действия часто пользуются аналогией с ключом и замком. Пусковой стимул сравнивают с ключом, идеально соответствующим замку – врожденному разрешающему механизму, который снимает торможение с центров, обеспечивающих соответствующую реакцию

Раздражители, при действии которых срабатывает "врожденный разрешающий механизм", получили название ключевых, знаковых, или релизеров (рис. 3.6–3.8).

При исследовании поведения птиц в естественных условиях (Тин-берген, 1974, 1978) и в лаборатории реакция была особенно сильной на так называемые сверх-стимулы, т.е. на ключевые стимулы, у которых "преувеличена", усилена наиболее существенная для птицы характеристика, например красное пятно на клюве чайки-родителя: размер яйца, которое надо закатить в гнездо и т.п. (рис. 3.9).

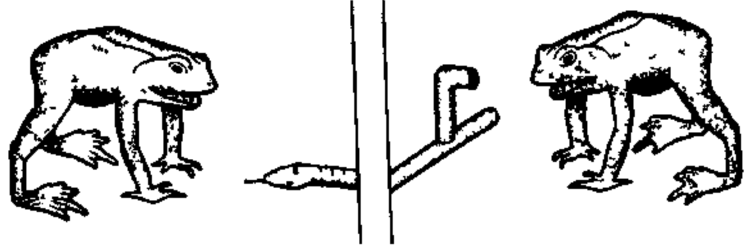


Рис 3 6 **Видоспецифическая оборонительная реакция лягушки на угрожающие стимулы слева — на ключевой стимул (змея), справа — на имитацию ключевого стимула (изогнутая трубка)**

Рис.3.9. Кулик-сорока пытается закатить в гнездо гигантское яйцо. Этот "сверхнормальный" стимул птица предпочитает меньшему по размеру собственному яйцу





Рис.3.8. **Эксперименты К. Лоренца и Н. Тинбергена с только что вылупившимися птенцами выводковых птиц ряда видов (куриных и утиных) показали, что появление над головой силуэта летящей птицы вызывает четкую реакцию бегства или затаивания, если он имитирует летящего хищника, т.е. перемещается "короткой шеей" вперед. Тот же силуэт, передвигающийся "длинной шеей" вперед, т.е. имитирующий летящего гуся, реакции у птенцов не вызывает**

Они весьма разнообразны по своей природе и могут быть адресованы любому из анализаторов. Например, специфические вещества – половые аттрактанты, феромоны (см.: 5.4.1), улавливаются готовыми к размножению половыми партнерами и выступают как ключевые раздражители в половом поведении многих насекомых, амфибий и ряда млекопитающих. У многих животных и птиц в качестве ключевых стимулов в регуляции полового поведения выступают морфологические признаки – особенности окраски тела, специальные структуры (например, гребни и хохолки у птиц). "Зеркальца" на маховых перьях селезней многих видов уток – это тоже ключевые раздражители в половых демонстрациях. Видоспецифи-ческие звуковые стимулы – пение, крики угрозы или ухаживания – также служат ключевыми раздражителями для сооответствующих ФКД у животных разных видов. Особую категорию ключевых стимулов составляют видоспе-цифические комплексы движений, которые функционируют как сигналы в социальном, половом и родительском поведении: брачные демонстрации, позы угрозы и подчинения, приветственные ритуалы и др. (рис. 3.10).

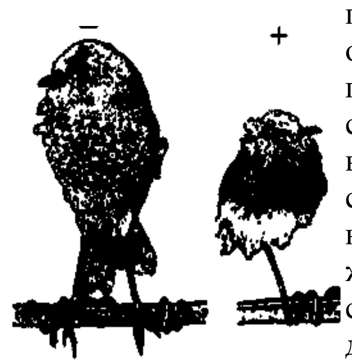


Рис.3.7. Ключевой стимул, вызывающий реакцию нападения самца зарянки, это красное пятно на груди соперника. Чучело настоящей птицы без этого пятна реакции нападения не вызывает, тогда как примитивная имитация птицы в виде пучка красных перьев играет роль ключевого стимула — релизера реакции нападения

Подробное изложение более поздних представлений о врожденном разрешающем механизме можно найти в книгах О. Меннинга (1982; Manning, Dawkins, 1992). Сходные механизмы характерны и для восприятия человека (см.: 4.7).

Запечатление и критические периоды онтогенеза

Особую группу ключевых стимулов составляют такие, для опознавания которых требуется специфический тип обучения – запечатле-ние, или импринтинг. В отличие от обычных форм обучения, происходящего на протяжении всей жизни животного, эта форма приобретения индивидуального опыта приурочена к строго определенному, "чувствительному" периоду онтогенеза. В этот период животное "фиксирует", "запечатлевает" раздражитель, на который впоследствии будет осуществляться та или иная врожденная реакция.

Это явление было известно'довольно давно, но Лоренц первый полно описал, а главное, определил его роль в формировании поведенческого акта.

Классический пример запечатления – формирование реакции следования за матерью у птенцов выводковых птиц, или, по современной терминологии, *запечатление привязанности.* Эта реакция сама по себе врожденная, но в течение первых часов после вылупле-ния молодые птицы должны "запечатлеть" облик матери. Если в этот период утята не видят утки, то впоследствии будут ее бояться. Более того, поведение утенка, не встретившего в соответствующий период подходящего для запечатления объекта, в дальнейшем будет резко нарушено: он будет избегать контактов со всеми живыми существами.

Если же в этот период на глаза утенку попадается какой-нибудь движущийся (даже неодушевленный) предмет, то он начинает реагировать на него, как на свою мать и всюду следовать за ним. Так, например, Лоренц, выращивая разных представителей гусеобразных в изоляции от сородичей в течение первой недели жизни, отметил, что такие птицы предпочитают следовать за людьми, а не за особями своего вида. Многие из них постоянно держались перед дверью его дома и пытались следовать за выходящими из него людьми (см.: 7.1).

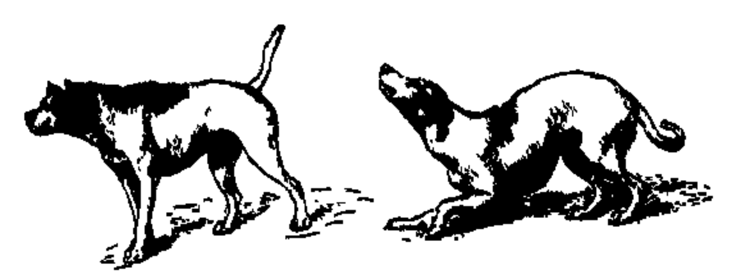


Рис.3.10. Рисунок Ч. Дарвина, показывающий позы угрозы и подчинения у собаки. Позу слева Дарвин описал как приближение к другой собаке с "враждебными намерениями", позу справа — как "то же самое, но с робостью и почтительностью"

К. Лоренц указывал, что по своим свойствам запечатление существенно отличается от обычного ассоциативного обучения прежде всего тем, что оно происходит в определенный, достаточно узко ограниченный период онтогенеза. Второе отличие, которое он обнаружил, состоит в том, что эффект запечатления необратим и в обычных условиях не угашается. В связи с этим запечатление птицей особи чужого вида может полностью дезорганизовать ее общественное поведение в будущем. Характерно также, что реакция следования обнаруживается при виде не только конкретной особи (или предмета), которую запечатлела в соответствующий период молодая птица, но и любых особей того же вида или предметов того же типа, что и объект запечатления.

Анализируя явление запечатления и его роль в формировании поведения, Лоренц обращал внимание на его сходство с процессом дифференцировки органов в эмбриогенезе. В обоих случаях наличие чувствительного периода – необходимое условие для осуществления определенной реакции формообразования. Наиболее подробно эта проблема изложена в монографии Лоренца "Эволюция и модификация поведения" (1965).

Помимо запечатления привязанности, которое обеспечивает контакт птенцов с матерью в ранний период онтогенеза, существует так называемое *половое запечатление,* от которого зависит последующий правильный выбор полового партнера птицей по достижении ею половозрелости. Если первая форма запечатления характерна для выводковых птиц, то вторая форма играет существенную роль и в организации поведения птенцовых. Так, например, в опытах Лоренца его учеников селезни, воспитанные уткой другого вида, став взрослыми, пытались спариваться только с самками вида-воспитателя, игнорируя самок собственного вида. Сходным образом ведут себя и птенцовые виды. Самцы зебровой амадины, воспитанные бенгальскими амадинами, впоследствии ухаживали только за самками вида-воспитателя.

Явление запечатления привлекло к себе пристальное внимание исследователей многих специальностей, которые изучали его роль в формировании поведения животных разных систематических групп, уточняли продолжительность и значение чувствительных периодов, влияние параметров запечатлеваемого стимула, сопоставляли свойства запечатления и ассоциативного обучения и т.д. Эта проблема рассмотрена в книгах О. Меннинга (1982; 1992), а также Мак-Фар-ленда (1988). К более подробному анализу этого явления современными методами мы вернемся в главе 7.

3.6.
Спонтанность поведения

Третьим компонентом концепции Лоренца является представление о спонтанности инстинктивных форм поведения. Имеется в виду тот факт, что наряду со строго рефлекторным проявлением многих инстинктивных действий в ответ на ключевой стимул в ряде случаев они возникают спонтанно, без явных внешних стимулов. В теоретическом плане под спонтанностью здесь понимаются такие изменения на выходе системы (поведения), для которых были неизвестны соответствующие изменения на входе (Хайнд, 1975).

Классическим примером спонтанного проявления инстинктивного действия, которое в обычных условиях возникает в ответ на специфический стимул, может быть описанное Лоренцем поведение скворца, который был воспитан в изоляции, в обедненной среде и ранее не имел возможности ловить на лету насекомых, т.е. выполнять характерный для этого вида ФКД – заключительный акт пи-щедобывательного поведения. Птица постепенно начала неразборчиво реагировать на все более разнообразные внешние раздражители, пытаясь

"ловить" их, как мух. Это свидетельствовало о снижении порога такой реакции. Даже если адекватные раздражители (в данном случае – насекомые) так и не появлялись, скворец, тем не менее, демонстрировал полную последовательность движений, которые необходимы для их поимки. Он неожиданно взлетал, щелкал клювом в пустоте, возвращался на жердочку, как будто бы убивал воображаемую добычу, и, наконец, "глотал ее". По выражению Лоренца, реакция происходила в этом случае "вхолостую", или "в пустоте".

Другой пример приводил впоследствии Р. Хайнд (1975). Он описал, как канарейка, лишенная материала для строительства гнезда, переносила несуществующие травинки и вплетала их в несуществующее гнездо.

Оба примера иллюстрируют возможность существенного снижения порога инстинктивных действий, если они долго не совершались в силу каких-то причин. Наряду с этим для многих случаев характерно, напротив, повышение порога реагирования, когда соответствующая реакция воспроизводится с трудом или вообще не воспроизводится. Например, в начале сезона размножения многие брачные позы и демонстрации самцов вызывают ответную реакцию только у готовых к размножению самок, тогда как, например, молодые самки на них вообще не реагируют. Вместе с тем зимой брачные демонстрации перестанут быть эффективными даже для взрослых самок.

Последующий анализ показал, что все сложные поведенческие акты в той или иной степени содержат как спонтанные, так и рефлекторные элементы. В действительности очень трудно бывает установить, действительно ли отдельные элементы поведения спонтанны или же вызываются внешними стимулами, которых просто не может уловить наблюдатель. Далее, постоянные внешние условия через некоторое время могут сами по себе становиться внешними стимулами для возникновения соответствующих реакций.

Вопросы спонтанности и ее роли в поведении стали предметом подробного изучения многих авторов. Эта проблема изложена в монографии Р. Хайнда (1975) и в книгах О. Меннинга (1982; Manning, Dawkins, 1992). Мы отметим лишь, что фактор спонтанности сыграл важную роль в формировании представлений Лоренца о внутренних механизмах поведенческого акта.

В отечественной физиологии 50–60-х годов представления этологов о "спонтанности" проявления некоторых поведенческих актов получили неадекватную трактовку и расценивались (по нашему мнению, неправомерно) как отрицание рефлекторного принципа организации поведения (см.: Слоним, 1967).

3.7.

Гипотеза К. Лоренца о внутренних механизмах инстинктивных действий и ее нейрофизиологическая база

На основе ряда фактов о свойствах инстинктивных действий К. Лоренц выдвинул некоторые положения об их внутренних механизмах.

В частности, под действием внешних и внутренних стимулов (гормонов, температуры, освещенности и т.п.) в соответствующих нервных центрах происходит накопление "энергии", или "потенциала действия", которые специфичны для побуждения определенного типа (активности, жажды, половой потребности и т.п.).

Когда "энергия" превысит некоторый уровень, начинается поисковая фаза поведенческого акта, которая, как уже говорилось, характеризуется большим многообразием как у данной особи, так и у разных представителей данного вида. Она состоит в активном поиске раздражителей, при действии которых может быть удовлетворено возникшее побуждение. Когда раздражители найдены, осуществля ется завершающий акт – видоспецифический ФКД, стереотипный как у одной особи в каждом случае, так и у всех особей данного вида. Он характеризуется высокой степенью генотипической обусловленности.

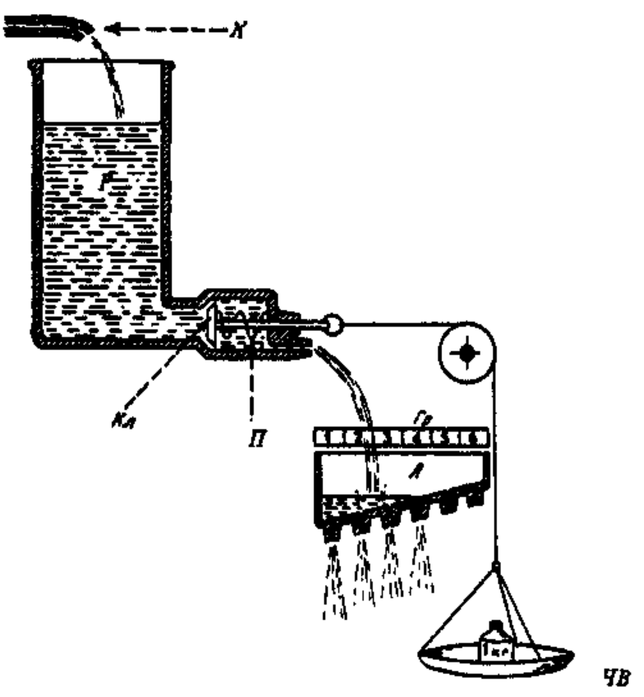


Рис.3.11. **"Гидравлическая модель" Лоренца, Основные конструктивные элементы модели Лоренц заимствовал из гидравлики, и модель иногда называли "психогидравлической". При повышении мотивации, например при лишении животного пищи, накапливается "специфическая энергия действия", т.е. энергия, которая относится только к чувству голода и не связана ни с какими другими типами поведения. В модели это представлено как постепенное накопление воды в резервуаре (Р), куда она поступает через кран (К). Вытекание воды из резервуара представляет собой активность животного, в частности двигательную активность. В норме выход из резервуара закрыт клапаном (Кл), который снабжен пружиной (П). Клапан открывается двумя способами. Первый – это помещение на чашку весов (Ч В) грузов разного веса, что соответствует действию различных внешних раздражителей. Постепенно нарастающее давление воды в резервуаре и груз на чашке весов действуют в одном направлении: открывают клапан. Чем выше уровень воды, тем меньший груз необходимо добавить на чашку весов, а иногда открывание клапана обеспечивает только давление воды – это будет соответствовать активности вхолостую. Разные типы активности животного представлены в модели в виде разных отверстий в градуированном наклонном лотке (Л). При слегка открытом клапане воды выливается мало, она попадает лишь в первое, самое нижнее отверстие лотка. Это соответствует форме активности, имеющей самый низкий порог, т.е. одной из форм поискового поведения. Если клапан открывается сильнее, вода выливается и через другие отверстия лотка, что соответствует активности с более высоким порогом. Если вся вода вылилась, поведенческая реакция не проявляется, как бы ни были сильны Действующие на животное стимулы. Понятие "истощение двигательного акта", которое используется в классической этологии, относится именно к этому случаю**

Как уже упоминалось выше, при усиленном накоплении "специфической энергии действия" завершающий акт может осуществиться спонтанно, т.е. в отсутствие соответствующих внешних раздражителей (реакция "вхолостую"). Термин "специфическая энергия действия" применялся в значительной мере как метафора и должен был подчеркнуть, что внутренние мотивирующие факторы влияют только на определенные системы поведенческих реакций, связанные, например, с добыванием пищи и не связанные с размножением.

К. Лоренц достаточно убедительно обосновывал свои представления имевшимися в тот период нейрофизиологическими данными (см.: Крушинский, 1960). Он проиллюстрировал их также с помощью гипотетической "гидравлической" модели, согласно которой феноменология инстинктивного поведения и роль нервной системы в его регуляции хорошо описывалась простой механической схемой.

Хотя в свое время модель активно использовалась для трактовки механизмов поведенческого акта, а положенные в ее основу принципы никогда не были опровергнуты, в настоящее время она представляет лишь исторический интерес.

Важное место в исследованиях К. Лоренца отводилось проблеме регуляции социальных отношений в сообществах животных. Этот аспект его работ подробнее рассматривается в разделе 5.1.

Разработкой кратко изложенных выше положений занимался Центр изучения поведения Института Макса Планка (Зеевизен, Германия).

К. Лоренцу удалось создать свою научную школу, воспитав большое число учеников. Наибольшую известность приобрели работы д-ра Пауля Лейхаузена – специалиста по поведению хищных млекопитающих (см.: 7.5.3) и д-ра Иренеуса фон ЭЙбл-Эйбесфельдта, автора одного из самых известных учебников по этологии (Eibl-Eibesfeldt, 1977), который

много работал в области эволюции разных форм поведения и активно разрабатывал новое направление этологии – этологию человека (см.: 4.7). Как уже упоминалось, единомышленником К. Лоренца во взглядах на эволюцию поведения был также О. Келер, который впервые доказал способность к довербальному мышлению животных-неприматов (см.: 2.7.3).

Глава 4.

КЛАССИЧЕСКАЯ ЭТОЛОГИЯ. РАБОТЫ Н. ТИНБЕРГЕНА И ЕГО ШКОЛЫ

4.1.

Н. Тинберген. Краткая биографическая справка

Представления К. Лоренца, заложившего основы этологии, развивал голландский ученый Николас Тинберген (1907–1988).

Начиная с 1938 г. он работал в творческом контакте с К. Лоренцем. В конце 40-х годов Тинберген был приглашен в Оксфордский университет, где и провел большую часть своих исследований. Так же как и Лоренц, он подчеркивал важность непосредственного изучения поведения животных в естественной среде обитания. Но если объектом работ Лоренца были в основном домашние и прирученные дикие животные, то Тинберген, будучи опытным биологом-натуралистом, провел множество тонких экспериментов в природных условиях, например в колониях чаек (рис. 4.1).



Рис.4.1. **Тинберген (1907—1988)**

Его наблюдения и эксперименты позволяли не только описывать те или иные формы поведения, выявляя их функциональное значение и пути возникновения в процессе эволюции, но исследовать также и их механизмы (см.: глава 6; а также 4.2). Работы Тинбергена и его учеников образовали особое направление, которое известно как английская школа этологии.

Подобно К. Лоренцу Н. Тинберген был талантливым писателем. На русский язык переведены все его научно-популярные книги (Тинберген, 1970; 1974; 1978), благодаря которым изученный им круг проблем сделался доступным не только специалистам, но и более широкому кругу читателей.

Рис.4.2. **Обыкновенная чайка — один из излюбленных объектов наблюдений Н. Тинбергена. На рисунке представлена поза обыкновенной чайки, составляющая часть ритуала образования пары (*по Тинбергену, 1969*)**

Тинбергену принадлежит разработка иерархической модели поведения (см.: 4.2), которая учитывала физиологические данные в большей степени, чем гидравлическая модель Лоренца. На базе этой модели он выделил некоторые формы поведения, названного им конфликтным (ом.: 4.3), и высказал гипотезу об их механизмах.

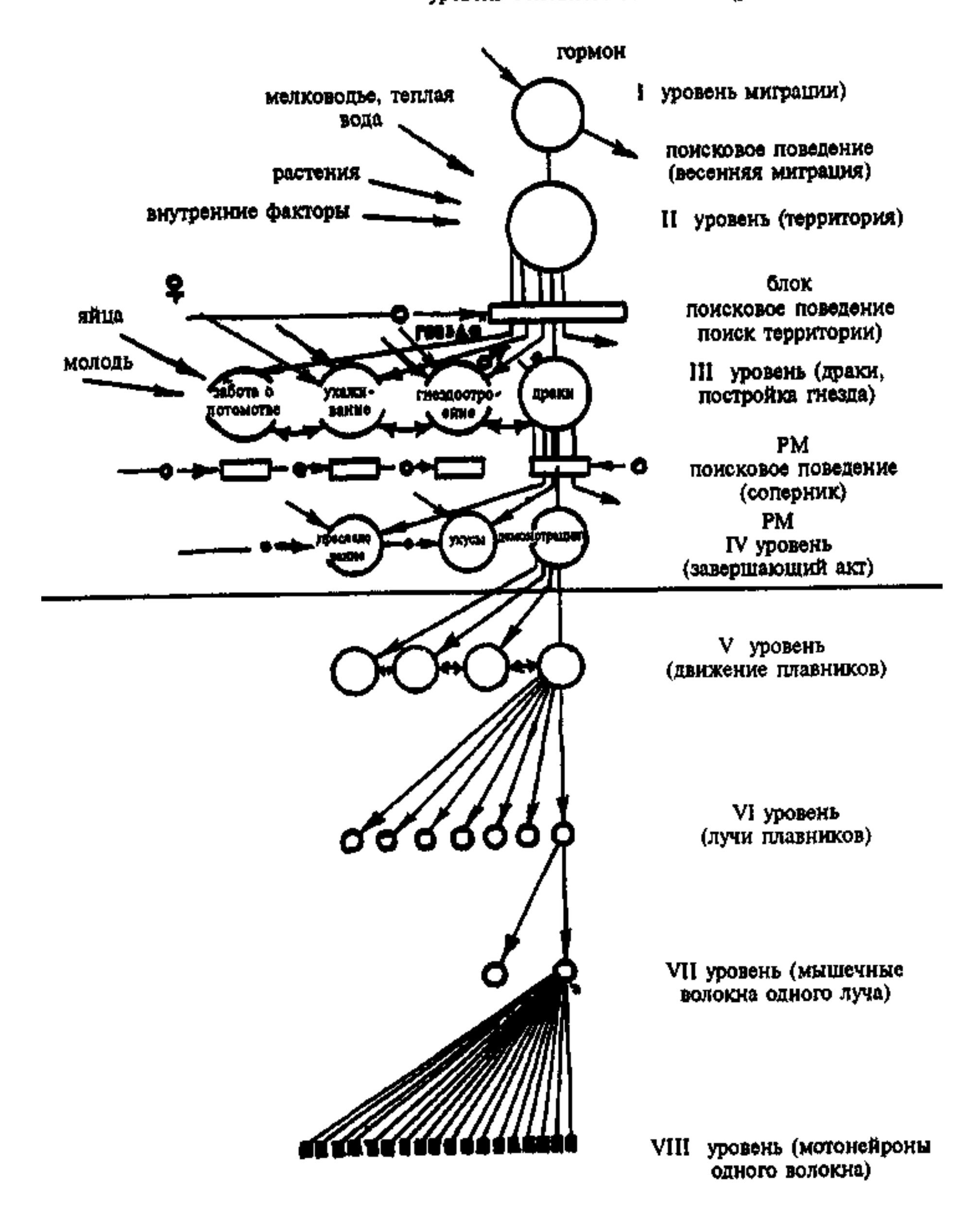


Рис.4.3. **Иерархическая модель инстинкта по Тинбергену на примере инстинкта размножения у трехъиглой колюшки (*см. текст*)**

Тинберген и его ученики в течение многих лет систематически исследовали в природных условиях поведение ряда видов насекомых, в частности ос, и птиц – различных видов чаек. Наряду о этим проводилось интенсивное исследование поведения в лабораторных условиях, Классическим объектом этих работ сделалась трехиглая колюшка, легко содержащийся в неволе вид пресноводных рыб, Репродуктивное поведение колюшки послужило моделью для выявления многих важных принципов организации поведения животных, в частности роли отимулов-релиэеров в регуляции территориального поведения.

Особое значение приобрели работы школы Тинбергена по колониальным морским птицам. Они явились основой многих современных представлений о сообществах животных и факторах, регулирующих их структуру, а также о коммуникативном значении ряда поведенческих актов (см., например: 5.3.3). Кроме того, они способствовали изучению проблемы многообразных форм приспособления животных к борьбе с хищниками, которая накладывает отпечаток практически на все стороны поведения. Впоследствии эта проблема изучалась и на других животных, Последовательное применение сравнительного метода и остроумные эксперименты в полевых условиях способствовали выяснению приспособительного значения поведенческих признаков и их эволюционного происхождения, Рассмотрим основные направления работ Тинбергена.

4.2.

Иерархическая теория инстинкта

Основой для разработанной Тинбергеном модели поведения (рис. 4.3) служили следующие факты. Известно, что между различными стереотипными двигательными реакциями существует ряд закономерных отношений.

В некоторых ситуациях группы инстинктивных движений появляются совместно. Они характеризуют определенное внутреннее состояние животного и имеют общие флуктуации порога поведенческой реакции. Повышение порога реакции *А* поднимает порог реакции *В* (и наоборот), а это свидетельствует о том, что обе они зависят от общего функционального "центра". Наблюдая за сложными комплексами поведенческих реакций, можно видеть некоторую регулярность в последовательности проявления тех или иных действий. В качестве примера приведем агрессивные столкновения рыб за раздел территории. У многих костистых рыб, в том числе у цихлид, им почти всегда предшествуют угрожающие демонстрации, предназначенные для запугивания противника. У разных видов соотношение угрожающих демонстраций и непосредственных столкновений, т.е. степень ритуализации этого поведения (см.: 5.3.3.), чрезвычайно варьирует, причем у одних видов эти столкновения следуют за очень коротким периодом запугивания, а у других – за весьма разнообразными и длительными демонстрациями. Серьезное агрессивное столкновение с нанесением ран следует лишь в том случае, если силы обоих самцов равны. Наконец, у третьей группы видов настоящие драки вообще не наблюдаются и крайне ритуализированная церемония запугивания выполняется до полного истощения одного из соперников, что и решает спор.



Рис. 4.4. **Поведение при конфликте у цихлидовой рыбы (*Aquideus pulcher*): а — боковая поза угрозы; б — круговые движения с опущенной нижней челюстью; в — удары хвостом в голову соперника; г — передняя рыбка терпит поражение (плавники прижаты); д — позиция "рот ко рту"; е — взаимные толчки соперников при сцеплении челюстями**

Как показывает рис. 4.4, в такого рода ритуализированных столкновениях имеется специфическая последовательность движений: они начинаются с угрожающей демонстрации боковых поверхностей тела, за которой следует ряд действий до тех пор, пока один из соперников не устанет, окраска его бледнеет и в конце концов он уплывает.

Ритуализированные угрозы и агрессивные столкновения – прекрасные примеры ФКД. Они представляют собой специфическую последовательность двигательных реакций: удары хвостом не начнутся до подъема спинного плавника, а толчки отмечаются только после многих ударов хвостом.

По интенсивности демонстрации запугивания и ударов хвостом опытный наблюдатель может определить, кто победит, и вообще начнутся ли стычки "с открытой пастью" или же один из соперников просто "сбежит" до начала "серьезной драки" (рис. 4.4.).

4.3.

Конфликтное поведение

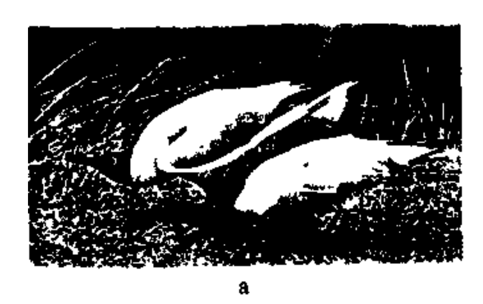
Как особый случай проявления взаимодействия "центров" можно рассматривать так называемое конфликтное поведение, когда у животного наблюдается одновременно несколько тенденций к различным (часто противоположным) типам поведения. Один из примеров такого конфликта – поведение самцов территориальных видов, описанное Тинбергеном в результате наблюдений за трехъ-иглой колюшкой и различными видами чаек.

Например, если самец *А* вторгается на территорию самца *Б,* то последний нападает на него

и преследует, а самец А спасается бегством. То же самое произойдет, если самец *Б* вторгнется на территорию самца *А*. Если же столкновение произойдет на границе двух территорий, то поведение обоих самцов будет выглядеть иначе. Элементы реакций нападения и бегства будут у них чередоваться, причем элементы нападения будут выражены тем сильнее, чем ближе самец к своей территории. Напротив, по мере удаления от нее будут преобладать элементы бегства.

Как показали наблюдения за озерной чайкой *Larus ridibundus,* угрожающее поведение самцов на границе двух территорий включает пять поз, характер и последовательность которых зависят от реакции противника. Каждая из поз отражает определенную степень конфликта между противоположными внутренними побуждениями: агрессивностью (стремлением напасть на противника) и страхом (стремлением убежать от него, см. также рис. 4.5).

Подобный же анализ позволил объяснить и механизм так называемых "замещающих движений" (displacement activity), которые иногда также обнаруживаются у животных в конфликтных ситуациях. Например, в пограничной между двумя участками зоне два самца серебристой чайки *(L. argentatus),* стоящие друг перед другом в угрожающих позах, могут внезапно начать чистить перья; белые гуси *(Anser coerulescens)* в такой ситуации могут на земле совершать те же движения, что и при плавании, серые гуси *(A. anser)* в этих ситуациях отряхиваются, а петухи клюют траву и все, что находится поблизости. Эти реакции, как выяснилось, проявляются без соответствующего индивидуального опыта.




а б

Рис. 4.5. Процесс формирования супружеской пары у обыкновенной чайки проходит несколько стадий. Первоначальный страх, который птицы испытывают друг к другу, выражается в позах угрозы. Поза угрозы в начале индивидуального знакомства приведена на рис. 4.2. Здесь: а — "параллельная" поза угрозы; б — "взаимное отворачивание", функциональная роль которого — снижение уровня страха у партнера

В других случаях конфликт страха и агрессивности приводит к тому, что животное нападает не на противника, а на более слабую особь (как это наблюдал Лоренц у серых гусей) или даже на неодушевленный предмет (чайки при этом клюют листья или землю). Такая "переадресованная" активность, как и "замещающие" действия, проявляется в тех случаях, когда агрессивность и страх уравновешиваются, уступая место другим видам активности, не связанным непосредственно с данной ситуацией.

Таким образом, иерархическая теория инстинктов Тинбергена может объяснить все вышеперечисленные явления: и поведение в ситуации конфликта, и замещающие действия, и переадресованную активность.

Работы, начатые Тинбергеном и его сотрудниками, впоследствии были продолжены и развиты многими другими учеными. Накопленный огромный фактический материал (см., например: Хайнд, 1975) показал плодотворность такого подхода и позволил проанализировать многие виды демонстративного поведения. Результаты этих исследований частично соответствовали основным положениям схемы Тинбергена, частично требовали ее усовершенствования. Они как бы продемонстрировали пределы применимости схемы и наметили направления ее дальнейшего развития.

4.4.

Разработка проблем эволюции поведения

Изучение эволюционных аспектов поведения составило одно из основных и наиболее важных направлений в работе Н. Тинбергена и его учеников. Параллельно с Лоренцем они развивали выдвинутые Ч. Дарвином идеи об эволюции поведения, последовательно применяя введенный им сравнительный метод и распространяя его на более широкий круг явлений. Эти

вопросы изложены в главе 6. Ниже приведены примеры современных исследований поведения животных в естественных условиях.

4.5.

Исследование обучения и памяти животных в ситуациях, приближенных к естественным

К началу 90-х годов в нейробиологии достаточно четко обозначилось новое направление, которое пока еще не имеет своего названия. Его появление связано с успехами в развитии ряда отраслей биологии, которые создали базу для нового синтеза исследований механизмов поведения в естественных условиях на базе традиционных этологическихподходов (Yoeig, Karnil, 1991;Alleva etal., 1995). Созданию этого подхода способствовали следующие факторы:

а) развитие нейрофизиологии, включая технику регистрации актив ности отдельных нейронов;

б) развитие нейроэтологии, благодаря которой стали в больших по дробностях известны конкретные механизмы генерации стереотипных поведенческих актов, главным образом у беспозвоноч ных;

в) успехи нейроанатомии и генетики поведения.

Благодаря этому появился целый ряд работ, в которых поведенческие эксперименты в естественной среде сочетались с оценкой нейроанатомических и нейрофизиологических характеристик мозга (главным образом гиппокампа), особенностей генотипа, а также молекулярно-биологических особенностей процесса индивидуального развития. Пример одной из первых отечественных работ такого плана – анализ раннего онтогенеза видрспецифического поведения мухоловки-пеструшки в естественных условиях с широким использованием тонких электрофизиологических методов – мы рассматриваем в разделе 7.5.2 (Хаютин, Дмитриева, 1991).

Однако в работах этого нового направления изучают не только (и не столько) видоспецифические формы поведения, как это характерно для этологии, но также способность к обучению и память животных в естественных или приближенных к естественным ситуациях*.

Ниже мы рассмотрим только один из аспектов этих исследований – использование биологически адекватных моделей для изучения пространственной памяти.

Известна характерная особенность пищедобывательного поведения нескольких видов птиц семейства врановых (Corvidae) и семейства синицевых (Paridae): они создают многочисленные небольшие запасы пищи, а весной быстро и безошибочно находят их. Эту способность используют в качестве экологической модели пространственной памяти птиц. По этому признаку у представителей обоих семейств существуют значительные межвидовые различия: большинство видов врановых (в том числе грачи, вороны, сороки, галки) делают запасы эпизодически, тогда как сойки и кедровки разных видов (как Нового, так и Старого Света) запасают систематически. Весной они находят свои запасы и выкармливают извлеченными орехами потомство.

Сцелью объединения ученых, работающих в этом направлении, с представителями фундаментальной нейробиологии было проведено совещание-школа под эгидой НАТО (Италия, 1994), плодом работы которой явился монографический сборник "Behavioral Brain Research in Naturalistic and Semi-Naturalistic Setting" (eds. EAlleva at., NATO ASI Series, v. 82), где наряду с нейроморфологическими и нейрофизиологическими работами представлены статьи специалистов по физиологии и генетике поведения и экспериментальной нейробиологии. Вторая школа, посвященная этим вопросам, была проведена под эгидой Швейцарского национального научного фонда и РФФИ в августе 1998 года в России.

Изучение способности врановых запасать себе пищу впрок имеет длительную историю. Удивительная точность действий при отыскании запасов, свойственная кедровкам *(Nucifraga caryocatactes),* была отмечена натуралистами еще в конце XIX века. В 60-е годы Новосибирский орнитолог В.Н. Воробьев впервые организовал экспериментальное исследование этого явления, в котором приняли участие З.А. Зорина и Н.Л. Крушинская. Опыты были проведены в 1962–1963 гг. на Телецком стационаре Биологического института СО АН СССР в условиях, максимально приближенных к естественным. В сезон плодоношения кедров в построенную прямо в тайге большую вольеру выпускали по очереди кедровок после небольшого периода голодания. Получив доступ к шишкам и утолив первый голод, птицы начинали делать запасы, рассовывая орехи по несколько штук под мох, корни кустарника, стволы деревьев. Расположение кладовок точно картировалось. Через некоторое время птиц удаляли из вольеры

на разные промежутки времени – от нескольких часов до нескольких дней. По возвращении в вольеру все подопытные птицы, оставленные без корма в течение нескольких часов, безошибочно обнаруживали подавляющее число своих собственных кладовок, но практически не трогали чужие. Целенаправленность поиска свидетельствовала о точном запоминании мест. Характер поведения кедровок в данном эксперименте полностью соответствовал тому, что наблюдали орнитологи в естественных условиях.

В опытах Н.Л. Крушинской (1966) точность обнаружения кладовок кедровками нарушалась при смещении внешних пространственных ориентиров. Это подтверждало ранее высказанное зоологами предположение о том, что кедровки точно запоминают место каждой кладовки, а не ищут их наугад. Результаты этих опытов опубликованы в книге В.Н. Воробьева (1982).

Н.Л. Крушинская, занимавшаяся в 60-е годы исследованием нейроморфологического субстрата обучения и памяти птиц, предположила, что "запасательное" поведение врановых можно рассматривать как модель для изучения механизмов пространственной памяти, и поставила цель проанализировать роль гиппокампа в его осуществлении. Как известно, мозг птиц по общему плану строения радикально отличается от мозга млекопитающих (см. сводку: Обухов, 1996). Тем не менее, данные опытов Крушинской (1963) на голубях, а также Зиновьевой и Зориной (1976) на врановых и курах показывали, что, несмотря на эти отличия, гиппокамп у птиц, как и у млекопитающих, играет решающую роль в механизме памяти.

Исходя из известных в 60-е годы данных о важной роли гиппокампа в формировании памяти, Н.Л. Крушинская (1966) исследовала влияние разрушения гиппокампа на способность кедровок находить свои запасы. После этой операции у всех птиц точное обнаружение кладовок заменялось "поиском наугад". Сходные изменения после разрушения гиппокампа наблюдаются у грызунов при обучении в лабиринтах. Это подтверждает предположение, что в основе данной формы поведения птицы действительно лежит точная фиксация и хранение в памяти места каждой сделанной ею кладовки.

Описанные выше опыты явились практически первым исследованием нейрофизиологических механизмов поведения птиц в естественной среде обитания. Начиная с 70-х годов, этот феномен интенсивно изучается в ряде лабораторий США, Канады и Англии. Исследования проводятся на колумбийских кедровках *(Nucifraga colum-biand)* и нескольких видах американских соек, у которых тенденция к устройству кладовок выражена в разной степени (Kamil, Balda, 1985; Balda, Kamil, 1992). В настоящее время запасающие и незапасающие виды принято изучать парами: например, обыкновенная сойка и галка или кедровка и кустарниковая сойка. Такой подход позволяет убедиться, что различия, которые могут быть выявлены, действительно связаны (или не связаны) с запасанием, а не с другими особенностями поведения.

Способность к систематическому запасанию корма так или иначе коррелирует с общей структурно-функциональной организацией мозга и поведения птиц (подробнее см. обзоры: Clayton, Krebs, 1994, 1995; Shettieworth, 1995). В ряде работ установлено, что у тех видов птиц, которые активно запасают корм, эта способность положительно коррелирует с величиной отношения объема гиппокампа к объему конечного мозга (Basil et al., 1996; Healy, Krebs, 1992), т.е. относительный объем гиппокампа у них оказывается тем больше, чем большую роль в выживании вида играет использование запасенной осенью пищи.

Кроме того, по данным Н. Клэйтон и Дж. Кребса (Krebs, Clayton, 1994; 1995), у тех видов, которые запасают корм систематически, взаимодействия между полушариями мозга в процессе обработки зрительной информации и фиксации следов памяти организованы иначе, чем у "незапасающих" видов. В частности установлено, что "запасающие" виды отличаются от "незапасающих" по степени межполушарной асимметрии зрительных функций. У первых система структур, связанных с правым глазом, обрабатывает информацию главным образом о специфических признаках предметов, тогда как система левого глаза передает информацию преимущественно о пространственных признаках среды. У "незапасающих" видов такое разделение выражено существенно в меньшей степени.

У 5 видов врановых – четырех видов американских соек и колумбийской кедровки –

найдена прямая зависимость между выраженностью запасания и их способностью к некоторым видам обучения, включая обучение в радиальном лабиринте (Balda, Kami], 1992; Shettleworth, 1995). Чем важнее роль запасания в жизни вида, тем точнее птицы запоминают пространственные координаты, тем лучше решают соответствующие экспериментальные задачи.

Помимо того, что данная особенность поведения птиц используется как модель для физиологических исследований, в последнее время появились попытки рассмотреть экологический аспект этого явления. Американские исследователи (Smulders et al., 1995) показали, что в период устройства кладовок у запасающих видов синиц увеличиваются размеры гиппокампа. Эти работы дополняются исследованиями на млекопитающих (Jacobs, 1995). Примером могут быть исследования возможных генетических изменений мозга и поведения в результате влияния естественного отбора, начатые и на лабораторной мыши (Lipp, 1995). Группы генетически гетерогенных мышей содержались в открытых вольерах, защищенных от наземных хищников. Они испытывали перепады температур и влажности, нападение хищных птиц и внутригрупповую конкуренцию. После нескольких поколений жизни в этих условиях в мозге мышей, точнее, в системе мшистых волокон гиппокампа (см.: 8.6), возникли изменения, которые нельзя было предсказать, исходя из данных лабораторных исследований. Перспективность такого подхода к оценке роли естественного отбора как фактора, влияющего на поведение животного в целом, очевидна.

Исследование пространственной памяти наряду с оценкой нейро-генетических изменений мозга мыши открывает новые подходы в понимании соотношения особенностей строения мозга и поведения. Значение подобных исследований состоит еще и в следующем. Понимание изменчивости поведения и его субстрата – мозга – в ряду сменяющих друг друга поколений важно для адекватного мониторинга популяций диких животных, для прогнозирования судьбы человека как вида и др.

Еще одна экспериментальная модель пространственной памяти, учитывающая биологию изучаемого вида, – пространственная ориентация почтовых голубей. Как известно, возвращение домой, в голубятню особенно четко выражено у голубей специальных пород, а опыт такой селекции восходит к достаточно далекому времени. Считается, что в Древней Греции именно голуби приносили домой сообщения о победе спортсменов в периоды Олимпийских игр.

В какой степени голубь, увезенный за сотни километров от дома, ориентируется по "мысленной карте" (Lipp, 1983), какова роль заученных ориентиров, обоняния (Papietal., 1995) и восприятия магнитного поля – эти вопросы находятся пока в стадии активного изучения (Bingman et al., 1995). Навигационное поведение голубей можно исследовать анатомно-физиологическими методами, например путем удаления некоторых структур мозга, в частности гиппокампа, а также с помощью фармакологических препаратов с известным типом действия (Bingman et al., 1995). Таким путем формирование пространственных представлений у голубей при естественной навигации можно сопоставить с данными по пространственному обучению в чисто лабораторных опытах. Значение такого подхода для исследования механизмов пространственного обучения трудно переоценить.

4.6.

Сложные формы обучения общественных насекомых

Естественные или максимальное приближенные к ним модели широко используются при исследовании способности к обучению общественных насекомых, индивидуально-приспособительная деятельность которых поражает своей сложностью и сходством с некоторыми сложными формами обучения позвоночных.

Принципиальное значение для определения роли индивидуумов в жизни семьи общественных насекомых имеет их способность к запоминанию и обучению. Мнения исследователей по этому поводу отражают два принципиально различных подхода к оценке поведения общественных насекомых.

Способность общественных насекомых к обучению и наличие у них некоторых когнитивных процессов признается не всеми исследователями. Д. Мак-Фарленд (1988) скептически относится к существованию таких явлений, сходной точки зрения придерживаются

и авторы капитальной сводки "The Ants" (Holldobler, Wilson, 1990). По их мнению, поведение общественных насекомых при обучении очень ригидно, что не позволяет сравнивать их с позвоночными животными. Это заключение базируется на данных, которые свидетельствуют о наличии у общественных насекомых способности к простейшему ассоциативному обучению и до некоторой степени – к латентному обучению, которое происходит, когда фуражир запоминает ориентиры на своем пути. В то же время способность применять полученные навыки в новой ситуации, характерная для позвоночных, у них ограничена. Так, известен опыт, в котором муравьи, научившись преодолевать лабиринт, ведущий к пище, не смогли преодолеть такой же лабиринт, ведущий к гнезду (Weiss, Schneirla, 1967).

Много данных существовало в поддержку другой точки зрения – о наличии у общественных насекомых указанных способностей. У них был, например, продемонстрирован высокий уровень развития памяти. Р. Шовен (1972) писал об экспериментах, показавших, что муравьи помнят пространственно организованную зрительную информацию до 7 месяцев. М. Линдауэр (Lindauer, 1961) выяснил, что пчелы помнят места фуражировки спустя 5 месяцев.

Общественные насекомые, в особенности муравьи, хорошо ориентируются в своей среде обитания. Для такой ориентации, как мы знаем из экспериментов на позвоночных животных, необходима развитая способность не только к запоминанию, но и к формированию пространственного представления, т.е. "когнитивной карты". Эксперименты показали, что память об ориентирах у муравьев обладает определенной гибкостью: разным ориентирам насекомые придают "разное значение", и у них можно даже обнаружить иерархическую организацию системы ориентиров (Длусский, 1967; Кауль, 1983). Например, для муравьев-бегунков *(Catagfyphis setypes)* более важна форма пищевого ориентира, а затем уже они руководствуются его размерами и цветом. Геометрические признаки ориентира муравьи запоминают быстрее, когда он служит указателем пути к гнезду, а не к пище (Мазохин-Поршняков, Мурзин, 1977). А.В. Сулханов (1979) показал, что у муравьев-рабовладельцев каждый фуражир имеет своеобразную "карту местности", причем наиболее предпочтительной для них является ориентация по точечному источнику света, далее – по цепочке вех и, наконец, по собственному пахучему следу. С муравьями проводили также эксперименты, в которых естественные кормовые участки наполовину или полностью очищали от леса, на территории расставляли искусственные ориентиры, а насекомых подвергали действию искусственного геомагнитного поля (Rosengren, Fortelius, 1986). Оказалось, в противоположность тому, что считалось ранее, что удаленные крупные ориентиры, такие как стволы деревьев, контуры леса и др., в пространственной ориентации муравьев также играют важную роль. Возможно, что многие неудачные лабораторные опыты с использованием мелких ориентиров связаны с игнорированием этой способности.

Способность к ассоциативному обучению общественных насекомых одним из первых исследовал К. фон Фриш (1980). Важным результатом этой работы был вывод, что для суждения о способностях к обучению насекомого важно подобрать методику, адекватную сенсорным и двигательным возможностям вида. Следование этому правилу позволило Т. Шнейрле (Schneirla, 1933) показать, что по скорости обучения ориентации в стационарных лабиринтах муравьи не уступают позвоночным животным. Оказалось также, что спецификой обучения насекомых является его "ступенчатый" характер. Например, в задаче на различение пространственного положения объекта пчелы сначала усваивают различия по признаку "справа-слева", и лишь затем "ближе–дальше" (Мазохин-Поршняков, Семенова, 1987). Особенностью формирования следа пространственной памяти у пчел оказалось и то, что пчелы запоминают окраску нужного им цветка в последние 2 секунды перед тем, как опуститься на него, а расположение наземных ориентиров – только когда улетают от цветка (Menzel, 1968). Таким образом, не только сенсорные возможности, но и особенности формирования памяти в связи со специализацией вида (в данном случае – со спецификой фуражировочного поведения пчелы-сборщицы) сказываются на особенностях процесса обучения.

Очевидно, что особенности мотивационных состояний общественных перепончатокрылых также могут сказываться на специфике обучения и когнитивных процессов. Например, при использовании в процессе обучения таких мотивационных состояний как стремление к

возвращению в гнездо (см., например: Карась и др., 1990), наблюдалось более быстрое усвоение навыка. Более того, при разных мотивациях – поиске пищи или поиске входа в гнездо – пчелы и осы приобретают индивидуальный опыт независимо и выбирают в таких ситуациях разные правила поиска (Мазохин-Поршняков, 1968; 1989).

У муравьев обнаружена и способность к переносу навыка. Если обучать муравьев прохождению сложного симметричного лабиринта (Карасьи др., 1990), навык отыскания кратчайшего пути, сформированный в одной половине лабиринта, реализуется при проведении эксперимента в другой его половине.

Таким образом, способность общественных насекомых к ассоциативному обучению не вызывает сомнений, хотя это поведение обладает определенной специфичностью.

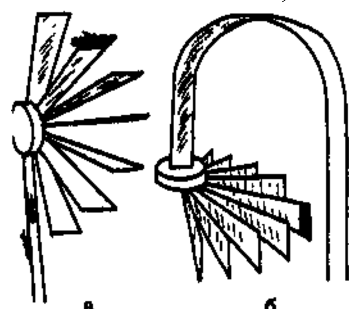


Рис.4.6. Экспериментальная установка, в которой исследовали способность муравьев "прогнозировать" будущее положение приманки. а — горизонтальное расположение полосок, на которые наносилась приманка; б — вертикальное расположение

В ряде исследований было показано, что эти насекомые обнаруживают и более сложные когнитивные способности (Резникова, 1997). В экспериментах Г.А. Мазохина-Поршнякова (1968, 1989) продемонстрирована способность пчел и ос к обобщению зрительных стимулов, и в конечном итоге – к элементам абстрагирования. Так, насекомое может отличать изображенные на картинке предметы по признаку величины, если в опытах варьировать форму объекта. Можно, например, научить пчелу садиться на самую маленькую фигуру, независимо от ее формы. Более того, пчелы могут научиться различать такие признаки, как "двухцветность" или "парность – непарность расположения фигур". В задачах альтернативного выбора насекомые способны оперировать правилом: "помни, где была приманка в последний раз, и в следующий раз ищи ее в другом месте" (стратегия win-shift).

В опытах Ж. И. Резниковой (1969а, б,; 1983) рыжие лесные муравьи проявили способность усваивать логическую структуру задачи, а также продемонстрировали форму поведения, сходную с экстраполяцией, т.е. предвидением хода событий. Лабораторным семьям муравьев была предложена экспериментальная установка, состоящая из веера полосок ("веток")) прикрепленных к стержню (рис. 4.6.).

Подкреплением служила капля сиропа, которую сначала наносили на конец верхней "ветки". Через каждые 10 минут приманку переносили с ветки на ветку все ниже и ниже, так что путь к ней составлял все больший угол по отношению к исходному направлению. Группа тестированных муравьев уже в ходе первых серий опытов стала "угадывать", где приманка окажется в следующий раз, и ожидать ее на этой ветке. Нужно сказать, что сходные способности демонстрируют и пчелы, которые, следуя указаниям пчелы-разведчицы во время танца (см.: 5.4.3.1), вылетают к указанному ими месту взятка и должны при этом предвидеть путь Солнца по небесному своду.

Следует отметить, что эта задача требует не только способности к экстраполяции, но по своей структуре напоминает другую элементарную логическую задачу, разработанную для изучения рассудочной деятельности позвоночных – тест Ревеша–Крушинского (Крушинский, 1986; Зорина, 1998).

В опытах по изучению сложных форм коммуникации у муравьев (см.: 5.6.4.2) специальная серия была посвящена их интеллектуальным возможностям. Оказалось, что муравьи способны быстро выявлять закономерности в поставленной задаче и использовать их для кодирования, "сжатия" передаваемой информации. Так, если муравей-разведчик передавал фуражирам в гнезде сведения о последовательности поворотов на пути к кормушке в лабиринте "бинарное дерево", то он тратил в 3–5 раз больше времени на передачу информации о случайной последовательности поворотов (например, *"направо-налево-налево-направо-налево,.")*, чем о закономерной последовательности (например, *"5раз направо")*. Это означает, что и система коммуникации муравьев и их когнитивные способности позволяют им использовать простые закономерности сообщения для более компактной передачи этой информации.

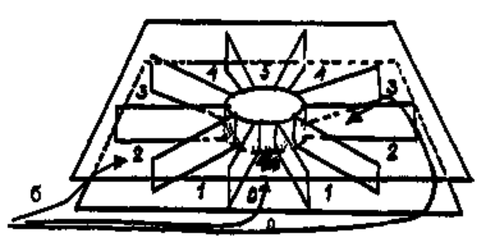


Рис.4.7. Площадка, разделенная на секторы, которая использовалась для выявления способности муравьев к подражанию. Приманку помещали в один из секторов и оценивали точность ее отыскания при повторных попытках: а — правильная реакция, сектор "0"; б — ошибки, секторы "2" и "3"

Способность муравьев к подражанию обнаруживается как в виде достаточно простой реакции – следования за разведчиком, обнаружившим пищу, так и в подражании особям другого вида (Reznikova, *1982).*

Эксперименты с двумя видами муравьев проводили в естественных условиях, где им предлагали искать пищу в простых экспериментальных установках (рис. 4.7). Фуражиры степного прыткого муравья *(Formica cunicularia)* выступали в роли "актеров": их обучали находить приманку (см. ниже), фуражиры лугового муравья *(F. pratensis)* были "зрителями".

В один из таких секторов помещали кусочки приманки. Эти экспериментальные установки размещали на разных площадках. Использовали две схемы опытов: 1) муравьи обоих видов не могли встречаться друг с другом; 2) муравьи-"зрители" имели возможность контакта с "актерами". Попадая в установку впервые, муравьи обнаруживали пищу случайно. При повторных посещениях результаты их поисков могли быть более или менее успешными. Точность усвоения навыка можно было оценить количественно по тому, как далеко ошибочно выбранный муравьем сектор находился от сектора, содержавшего пищу.

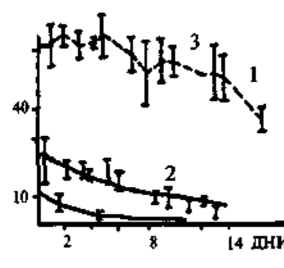


Рис. 4.8. График успешности обучения муравьев двух видов. 1 — *Formica cunicularia*, контроль; 2 — *Formica pratensis*, находившиеся в контакте с другим видом; 3 — *Formica pratensis*, не имевшие контакта с другим видом. По оси абсцисс — дни опытов; по оси ординат — "угол" ошибки (*подробности в тексте*)

Использованные в эксперименте виды муравьев сильно различались и по тактике поведения, и по скорости обучения. Прыткие степные муравьи быстро (через 10–15 мин) находили пищу и уносили ее, "работая" в одиночку. Если муравей этого вида совершал ошибку, т.е. заходил не в тот сектор, то он обегал установку кругом, не заходя в остальные сектора. Луговые муравьи отыскивали пищу очень медленно, а упорядочение поисков при повторных посещениях установки было менее эффективным, чем у другого вида. Совсем иная картина была в случаях, когда луговые муравьи имели возможность наблюдать за поведением особей другого вида. В течение первых 40–50 мин опыта они вообще не трогали пищу, тогда как степные прыткие муравьи (вид "актер") ее растаскивали. Наблюдения показали, что в этих случаях по 3–4 фуражира лугового муравья находились вблизи нужного сектора, наблюдая за действиями фуражиров прыткого степного муравья. Затем они "актеров" и начинали растаскивать пищу сами. Следует отметить, что при конкуренции за пищу луговые муравьи всегда доминируют над особями второго вида. В таких случаях обучение луговых муравьев отыскиванию сектора с пищей шло гораздо быстрее (рис. 4.8). Эти результаты показывают, что муравьи способны усвоить информацию об оптимальном пути к пище на основе наблюдения за поведением муравьев другого вида.

В заключение следует отметить следующее. Экспериментальные данные, свидетельствующие о способности насекомых к сложным формам обучения и даже к решению аналогов элементарных логических задач, представляются достаточно неожиданными. В настоящее время основные концепции обучения и когнитивной деятельности позвоночных практически не учитывают эту группу фактов. Пока еще не сделано серьезных попыток проанализировать механизмы таких процессов и попытаться объяснить, как они осуществляются в ЦНС насекомых, столь сильно отличной по своему строению от мозга млекопитающих.

4.7.

Этология человека

Широкое применение сравнительного метода к изучению эволюционных основ поведения животных повлекло за собой этологичес-кий анализ видоспецифических элементов в поведении

человека. Следует сразу уточнить, что речь идет не о генетических основах интеллекта человека и свойств его высшей нервной деятельности, которым посвящены многочисленные исследования психогенетиков (Равич-Щербо и др., 1999; Малых и др., 1998), а о природе таких реакций как мимические, эмоциональные и некоторые двигательные стереотипы.

Вопрос о существовании наследственно обусловленных элементов в поведении человека долгое время был дискуссионным. По этому вопросу имелся широкий спектр точек зрения. Так, У. Джеймс (см.: 2.3) утверждал, что у человека больше различных инстинктов, чем у животных, но они "замаскированы" его способностью к обучению и мышлению. В отличие от этого большинство бихевиористов придерживалось противоположной точки зрения. Они почти полностью отрицали такую возможность и считали, что ведущую роль в формировании поведения человека играют индивидуально приобретенные компоненты.

Анализ поведения человека с помощью этологических методов одними из первых начали проводить Н. Тинберген (Tinbergen, 1963) и ученик К. Лоренца немецкий ученый И. фон Эйбл-Эйбесфельдт в 50-е годы XX столетия.

Исследование сигнального значения мимических движений человека. Эйбл-Эйбесфельдт исследовал мимику и выражение эмоций, а позднее – особенности восприятия и их проявление в искусстве у представителей ряда этнических групп. В процессе этих исследований он применял те же методы, которые составляют специфику этологии животных. Формулируя цели этого направления науки, он определил, на чем должна базироваться этология человека. Важнейшими направлениями исследования он считал наблюдения за развитием детей в обедненных и обогащенных условиях. Эти данные он планировал сопоставлять с аналогичными, полученными на животных. Важное значение он придавал также сопоставлению наблюдений за особенностями поведения представителей разных культур (кросс-культурный анализ), а также выявлению универсальных филогенетических адаптации в поведении человека, сопоставимых с ФКД, релизерами и другими видоспецифическими феноменами поведения животных.

Благодаря исследованиям, проведенным в разных странах мира (включая Европу, Полинезию и Латинскую Америку), Эйбл-Эйбесфельдт установил, что в поведении человека действительно имеется ряд врожденных двигательных стереотипов, вполне сходных с ФКД животных. К ним относятся в первую очередь многие мимические движения, например вскидывание бровей, знаки согласия и отрицания, поведение при "флирте" и др.

Сравнение поведения представителей разных этнических групп показало, что некоторые из таких стереотипов универсальны и имеют одно и то же значение у народов самых различных культур. Например, "взлет бровей" используется как форма приветствия на расстоянии и у европейских народов, и в Новой Гвинее. Она существует и у японцев, но считается там неприличной и потому активно подавляется воспитанием (Eibl-Eibesfeldt, 1967; 1977). Столь же широко распространенным оказалось и сморщивание носа как гримаса отвращения. Предполагают, что эта реакция возникла в результате эволюционных изменений (ритуализации) непроизвольных движений, совершаемых при рвоте.

Было обнаружено, что у детей – представителей самых разных этнических групп формирование церемонии приветствия происходит согласно единой стратегии: в них можно обнаружить чередование знаков дружелюбия и агрессивности.

Рис 4 9. "Детский облик" детенышей животных и детей содержит ключевые стимулы, воздействующие на эмоциональную окраску восприятия у чело-

Анализ социального поведения детей.

Очень плодотворным оказалось применение отологических методов к анализу взаимоотношений детей раннего возраста. Выяснилось, что они подчиняются некоторым общим биологическим закономерностям. В частности, их можно описать с помощью иерархической модели поведенческого акта (см.: 4.2). Наблюдения Эйбл-Эйбесфельдта показали, что маленькие дети представителей разных культур прибегают к сходным ритуальным демонстрациям угроз при конфликте и стремятся избегать серьезных

столкновений. В последние годы на основании подобных наблюдений разрабатывают конкретные педагогические рекомендации. Например, выяснено, что успешная адаптация детей в группах детского сада зависит прежде всего от того, насколько часто "дети-хозяева" будут вовлекать в игру новых членов группы. Этот процесс будет тем успешнее, чем выше ранг "детей-хозяев", которые будут это делать.

Исследование видоспецифических особенностей восприятия. Этологические методы можно с успехом использовать при анализе перцептивных предпочтений человека. Такие предпочтения проявляются на трех уровнях. Первый уровень – базисный, он присущ и человеку, и другим высшим позвоночным, второй уровень – видо-специфичный, сугубо человеческий, и третий – культурный, свойственный носителям определенной культуры.

И. Эйбл-Эйбесфельдт (1995) одним из первых установил, что у человека действительно существуют видоспецифические предпочтения в процессах восприятия. С помощью некоторых приемов классической этологии он показал, что, как и у животных, восприятие у человека в определенной степени находится под влиянием "врожденного разрешающего механизма", который срабатывает при появлении "ключевых стимулов". Такими стимулами могут быть конфигурации пятен, слуховые, обонятельные или осязательные сигналы.

Так, подобно многим птицам и млекопитающим, человека раздражает прямо направленный взгляд. Согласно данным Эйбл-Эйбесфельдта, при враждебных стычках "взгляд в глаза" используют в качестве угрозы маленькие дети европейцев, индейцев, бушменов, жителей Бали и др. На действии таких ключевых стимулов основаны многие орнаменты и узоры, призванные устрашать и отпугивать, например так называемые "чертогоны".

Эффективность одного из подобных стимулов исследовали более детально. Людям разного возраста предлагали оценить изображения кошки с расширенными или суженными зрачками, т.е. изображение соответственно раздраженного и дружелюбно настроенного животного, как "привлекательные" или "неприятные". Оказалось, что дети до 4 лет не обнаруживали какого-либо предпочтения, а дети 9–11 лет и взрослые одинаково предпочитали изображение с узкими зрачками, причем никто из испытуемых не отдавал себе отчета в причинах такого предпочтения.

"Супернормальные" стимулы. Опыты с использованием моделей и чучел (Тинберген, 1974) показали, что животные предпочитают преувеличенные, так называемые "супернормальные" стимулы, или сверхстимулы (см. также: 3.4). Так, в естественных условиях птенец чайки, выпрашивая корм у родителя, клюет яркое пятно на его клюве. В эксперименте, когда птенцам предъявляли модели "клюва" с разным размером пятна, они предпочитали более крупные пятна. Самым эффективным стимулом оказалась модель с полностью красным клювом.

Подобные сверхстимулы действуют и на человека. Одним из.них являются изображения человека, наделенного нарочитой "ребяческой прелестью". Для них характерен "младенческий" тип строения тела, который легко узнается по пропорциям, – с большим относительным размером головы, высоким выпуклым лбом, пухлыми щеками, маленьким ртом, короткими конечностями. Известно, что К. Лоренц (Lorenz, 1943) первым привлек внимание к этому феномену и подробно обсуждал действие этого комплекса стимулов на человека и животных (рис. 4.9).

На этой особенности восприятия основано и использование в коммерческом искусстве поделок и изображений, где, например, звери выглядят как маленькие дети.

По-видимому, комплекс "ребяческой прелести" действует на людей по-разному в зависимости от их возраста и пола (и, возможно, других признаков). Об этом свидетельствуют опыты, в которых детям предлагали игрушечных львов, с пришитыми к ним различными головами – "взрослыми" и "детскими". Оказалось, что девочки играют только со "львятами", вызывающими у них нежные материнские чувства. Мальчики одинаково используют и тех и других в играх, носящих к тому же агрессивный характер.

"Категориальность" восприятия. Немецкий исследователь Б. Ренш (Rensch, 1958) предлагал обезьянам, енотам и птицам разнообразные предметы для выбора, чтобы установить, существуют ли у них перцептивные предпочтения. Он показал, что животные отдают

предпочтение упорядоченным и симметричным стимулам в противоположность асимметричным и хаотически расположенным.

Как известно, человеку это свойство присуще в значительной степени. Он стремится выявлять упорядоченность во внешней среде и классифицировать то, что воспринимает, умеет распределять объекты по определенным категориям. Считается, что эта способность делает исследовательскую деятельность (познание мира) человека более эффективной и намного повышает его приспособительные возможности. Примером того, каким образом могут сформироваться эталонные образы, может служить эксперимент, еще в прошлом столетии проведенный Фрэнсисом Гальтоном и воспроизведенный недавно немецкими исследователями. Фотографические изображения многих женских лиц (или фигур) были совмещены, в результате чего в окончательном "портрете" сохранились только типовые, характерные черты и исчезли индивидуальные. Оказалось, что испытуемые находили получившиеся изображения "красивыми", что говорит о возможном существовании у человека каких-то внутренних эталонов.

Считают, что все воспринимаемое человеком сопоставляется с подобными эталонами. При этом из многочисленных мимолетных впечатлений, объединяемых и накопляемых в памяти, рождаются новые эталоны и стереотипы восприятия.

Биологические основы эстетики. Известно, что архитекторы, дизайнеры и художники вынуждены учитывать врожденное предпочтение светлого и отрицательное отношение к темноте, связанное с дневным образом жизни, а также эмоциональную оценку восприятия основных цветов, сходную у представителей разных этнических групп.

На основании многолетних исследований обычаев и наследственно фиксированных мимических реакций у представителей различных рас и культур Эйбл-Эйбесфельдт (1995) пришел к теории биологических основ эстетики.

Существование таких общих эстетических принципов ярко проявилось в широко известном эксперименте Д. Морриса с "обезьяньей живописью". Шимпанзе, получившие краски, создавали "картины", в которых можно было обнаружить владение композицией, правилами симметрии, известное тематическое разнообразие и даже, как показали поздние опыты, стилистическими особенностями "творчества". Известно, что когда Моррис анонимно выставил полотна обезьян в музее, они удостоились похвал, так как отвечали эстетическим первоосновам абстрактной живописи, таким как равновесие, ритм, противопоставление и соединение.

Таким образом, у человека и многих видов животных принципы эстетического восприятия оказываются во многом едиными. Отсюда понятен интерес к различным формам поведения человека как биологического вида – от конкретных стереотипов поведения до вопросов эволюции языка, принципов полового отбора и причин широкого распространения моногамии в сообществах человеках. Последние вопросы достаточно подробно разбираются в руководстве Мак-Фарленда (1988, с. 440–441).

Глава 5.

ОБЩЕСТВЕННОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

Общественное поведение – одна из важнейших форм видоспецифического поведения, изучение которого составляет обширный раздел этологии с момента ее возникновения и до настоящего времени. Благодаря многочисленным исследованиям типы организации сообществ (или социодемографических систем) и характер внутригрупповых отношений описаны достаточно подробно у большого числа видов. Наибольшее внимание при этом было уделено структуре сообществ у млекопитающих и птиц, однако мы рассмотрим также и такое замечательное явление, как общественное поведение насекомых (см.: 5.6).

Исследование закономерностей существования и развития таких объединений у многих видов животных способствует пониманию этологической структуры популяций. Эти вопросы подробно проанализированы в монографии Е.Н. Панова (1983).

Характер внутривидовых взаимоотношений особей тесно связан с различными типами их распределения в пространстве. Как правило, исследователи выделяют два основных типа

использования территории. Первый – это не перекрывающиеся между собой и не защищаемые участки обитания отдельных особей или семей, второй – не перекрывающиеся, но защищаемые территории. Первый тип характерен для "социальных" видов • животных, второй – для "территориальных" или одиночных видов (см.: 5.2.1). Даже у животных, относящихся к одиночным видам, существуют периоды жизненного цикла, когда они вступают в контакт с особями своего вида, например в сезон размножения. Взаимоотношения между самцами и самками, в особенности в брачный период, также относятся к категории внутривидовых общественных отношений.

Минимальная социальная ячейка, цельность и самостоятельность которой поддерживаются в основном ее собственными, внутренними механизмами, называется микропопуляцией. Феномен микропопуляции особенно подробно изучался у домовой мыши, и применительно к этому виду микропопуляция называется "демом". По определению Н.П. Наумова (1977), подобное объединение особей именуется "парцеллой".

Исследование динамики численности популяций показало важную роль поведения особей в этих процессах (Шилов, 1977).

Видоспецифические особенности социальной организации более заметны в процессе формирования группы, а не в стабильный период ее существования. В качестве примера в разделе 5.5.1 сравниваются социальные отношения и особенности агрессивных контактов у нескольких близкородственных видов песчанок. Оригинальный научный подход, реализованный в этом исследовании (Гольцман и др., 1983; 1994), представляет собой, с одной стороны, прямое развитие классических этологических методов (наблюдение в естественной или "полуестественной" среде, сравнение близкородственных видов), а с другой – их принципиально новое развитие, поскольку он позволяет перенести внимание со статичной картины структуры группы на динамику ее формирования.

5.1.
Исследование общественного поведения животных в свете работ К. Лоренца и Н. Тинбергена

В ранний период развития науки о поведении описание сообществ животных ограничивалось, как правило, констатацией фактов существования внутригрупповых отношений и их характеристикой.

Одна из первых работ, в которой был проведен анализ особенностей поведения отдельных особей в сообществе и выявлена иерархическая структура в группах домашних кур, была опубликована Т. Шьелдерупп-Эббе в 1924 г. (подробнее об иерархии доминирования см.: 5.3.1).

Важным этапом в изучении общественного поведения животных стали две знаменитые работы К. Лоренца: "О поведении общественных видов врановых птиц" (Lorenz, 1927) и "Компаньон в мире птиц" (Lorenz, 1935). В них Лоренц описал свои многолетние наблюдения за колонией индивидуально распознаваемых (благодаря цветным меткам) галок и большой стаей приручаемых из поколения в поколение диких гусей. На основании этих наблюдений Лоренц делает заключение, что и стая гусей, и колония галок – это не случайные группировки отдельных особей. Это организованные сообщества с четкой внутренней структурой и сложными взаимоотношениями ее членов (см. также: Лоренц, 1978; 1994).

К. Лоренц провел анализ возможных эволюционных корней такого важнейшего феномена социального поведения, как "ритуалы" – одного из основных способов общения животных (см.: 5.3.3). Было установлено, что поддержание лидирующего положения в группах многих видов животных осуществляется не за счет драк и нападений, а преимущественно за счет ритуалов, т.е. обмена соответствующими сигналами и позами, которые называют демонстрациями.

Как правило, такие ритуалы представляют собой фиксированные комплексы действий (ФКД, см.. 3.3.2), и их значение бывает понятно всем членам данного вида без специального обучения. Анализируя этот вид поведения птиц, Лоренц продемонстрировал возможность возникновения ритуалов в процессе эволюции путем постепенной замены прямых нападений угрозами и запугиванием соперника.

К. Лоренц и его коллеги смогли показать, что так называемая "триумфальная церемония" имеет важнейшее значение в общении серых гусей (рис. 5.1). Это характерное поведение

выполняется после нападения одного из членов группы на действительного или мнимого противника. Оно подробно описано в книгах "Год серого гуся" и "Агрессия" (Лоренц, 1984; 1994).

Было показано, что отдельные компоненты данного ФКД отражают разные оттенки взаимоотношений между птицами. Эти работы вместе с исследованиями Н. Тинбергена положили начало изучению основ коммуникации, или языка животных (см.: 5.4). В работах Н. Тинбергена и его коллег сопоставлялось поведение, в том числе ритуалы и демонстрации, у близкородственных видов чаек (см.: 5.3.3). В частности, была исследована роль конфликта противоположных стремлений (агрессивности и страха, агрессивности и полового побуждения) в появлении некоторых демонстраций (см.: 4.3). Впоследствии этот же подход был успешно использован для анализа коммуникационного поведения у животных других групп.

Исследования Н. Тинбергена по эволюции инстинктивных действий и их адаптивной ценности (см.: 6.3) стали основополагающими для анализа социальной организации животных разных видов с учетом тех преимуществ, которые она дает для выживания вида по сравнению с одиночным образом жизни.

5.2
Основные типы сообществ

Сообществом называется такой тип внутрипопуляционных отношений, при котором особи образуют стабильные группировки, занимающие и защищающие определенную территорию. Они поддерживают постоянный обмен информацией, находятся в некоторых относительно постоянных отношениях и скрещиваются преимущественно друг с другом, Сообщество включает в себя, как правило, небольшое число особей. Это более мелкая, чем популяция, группа особей данного вида, которую иногда называют микропопуляцией.

Для сравнительного изучения структурных и иных особенностей сообществ животных исследователям необходимо выделить признаки, по которым группировки особей разных видов могут различаться между собой. Важнейшими признаками при этом оказываются:

1) устойчивость группировок во времени;
2) взаимная координация действий особей в группе;
3) прочность связей между особями;
4) поддержание целостности группы (агрессия по отношению к "чу жакам" своего вида).

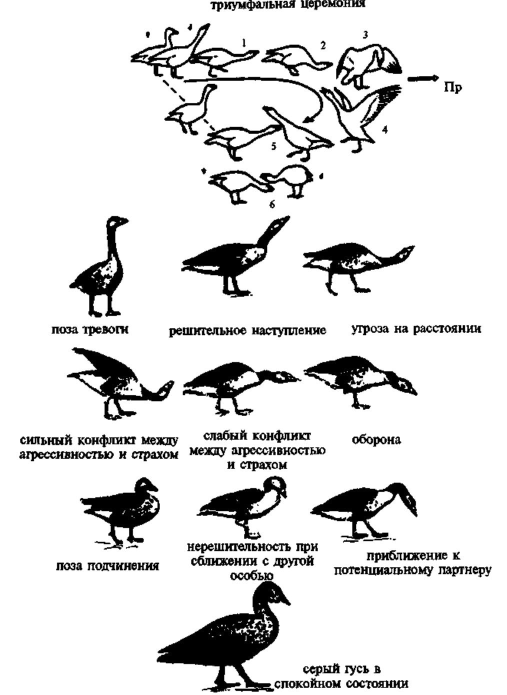


Рис.5.1. Этологическое описание поведения серого гуся. Вверху — последовательность смены поз при триумфальной церемонии. Самец надвигается (1 и 2) на противника (Пр), реального или воображаемого, и его прогоняет (3), затем разворачивается к самке, принимая определенную позу и издавая крик. Самка движется ему навстречу, также издавая крик. Затем они, находясь рядом, кричат и гогочут (5 и 6). Движения шеи гуся при угрозе и приветствии сходны, что делает очевидным происхождение этого брачного ритуала от агрессивных демонстраций. Ниже приводятся — отдельные позы серого гуся, имеющие то или иное "значение" (*по Лоренцу*)

5.2.1. ОДИНОЧНЫЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ

Одиночно живущими называют животных, у которых контакты между особями поддерживаются преимущественно в период спаривания, а также (у некоторых видов) в период ухаживания за потомством. Наиболее характерными и достаточно известными примерами животных, живущих поодиночке, являются представители семейства кошачьих. Одиночный образ жизни можно считать устойчивой характеристикой большинства видов этой группы, за исключением львов. Следует отметить, что практически всегда он связан с поддержанием более или менее четко ограниченной территории, индивидуального участка, который служит местом пребывания особи и ее охотничьими угодьями. У многих крупных хищных млекопитающих (и птиц) размеры индивидуальных участков очень велики, поскольку они должны обеспечивать возобновляемые запасы дичи. Примером самого крупного одиночно живущего хищника средней полосы является бурый медведь (см.: 5.5.2).

В социобиологических построениях (см.: 6.5.1) одиночный образ жизни рассматривается как исходный в эволюции социальных структур разной сложности (см.: Панов, 1983). Эволюцию усложнения социальной структуры, как правило, изучают на примере перепончатокрылых – группы насекомых, среди которых можно найти практически все переходы от одиночных к социально организованным формам.

Примеры переходов от сугубо одиночного образа жизни к разным формам более или менее длительных семейных объединений у млекопитающих дают грызуны. У некоторых видов млекопитающих, например у волка, одиночный образ жизни составляет обязательную фазу годового жизненного цикла (см.: 5.5.2).

5.2.2. АГРЕГАЦИИ, ИЛИ СКОПЛЕНИЯ

Уже в ранний период развития этологии был обнаружен широкий диапазон различных типов социальной организации животных, начиная от одиночного образа жизни и кончая очень сложными сообществами приматов и общественных насекомых. Сообщества, даже самые примитивные, следует отличать от скоплений, или агрегаций, животных. Это такие объединения животных, которые формируются под действием какого-то физического фактора среды (пищи, температуры и т.п.). Примером агрегации могут служить стайки головастиков в прогретых солнцем местах водоема. Скопления характерны для многих видов беспозвоночных (см.: 5.6.1)

5.2.3. АНОНИМНЫЕ СООБЩЕСТВА

В книге "Агрессия", вышедшей впервые в 1966 г., К. Лоренц, рассматривая различные формы социальных структур, неявно проводит следующую классификацию: все сообщества животных можно разделить на два коренным образом различающиеся класса: анонимные, в которых нет ничего похожего на структуру (ни группировок, ни вожаков, ни ведомых), и персонифицированные, основанные на личных контактах, в которых возможно распределение ролей. Этот признак – наличие или отсутствие способности членов группы узнавать друг друга – используется в качестве одного из основных критериев классификации сообществ.

Сообщество животных, персонально не знающих друг друга, называют анонимным. Было принято считать, что анонимные сообщества характерны главным образом для более низкоорганизованных групп животных, а с усложнением нервной системы и поведения в целом происходит и усложнение социальной организации. Однако это не совсем так. К таким анонимным сообществам относятся перелетные стаи, а также скопления многих видов птиц на ночевках, хотя последние могут состоять из более мелких групп, члены которых персонально знают друг друга.

Следует отметить, что и в стае перелетных птиц (анонимном сообществе), например лебедей, диких гусей и журавлей, семейные группы (супружеские пары с детьми) держатся вместе и сохраняют личные связи. Но так бывает не у всех видов. В этой же ситуации аисты и цапли – члены супружеских пар – друг друга не узнают. Когда приходит время вить гнездо, супруги действуют

Рис.5.2. Агрессивное столкновение между крысами-пасюками

независимо один от другого, даже если пара сохранилась: просто самец и самка каждый сам по себе прилетают на старое место.

Анонимное сообщество часто демонстрирует удивительную сплоченность и целесообразность групповых действий. Так, стаи скворцов при появлении в воздухе ястреба-перепелятника или чеглока плотно стягиваются, спешат ему навстречу и, обтекая со всех сторон, вновь собираются у него в хвосте. Так же реагируют на хищника и многие рыбы. Хищники же, не только крупные, но и мелкие, не нападают на жертву внутри плотного стада, а стараются отбить кого-то одного или выждать, пока наиболее пугливая и беспокойная жертва сама отделится от стада (см.: Лоренц, 1994). 98

В анонимных сообществах особи согласованно реагируют на биологически значимые сигналы, которые могут иметь разную модальность. В птичьих колониях это громкие крики, оповещающие о приближении хищника или просто о каких-то переменах обстановки. Сигналы другой модальности воспринимаются с помощью зрения, например беспокойные движения одной особи, которые побуждают остальных членов стаи следовать за ней. Такая реакция называется *кинопсисом.* Сигналы могут иметь химическую природу. Известно, например, что если в аквариум с рыбками налить немного воды из другого аквариума, в котором стайка таких же рыбок недавно спасалась от хищника, то подобная паника может охватить и обитателей первого аквариума. В данном случае информация передается с помощью особого вещества – феромона тревоги*.

В анонимном сообществе первыми обычно издают сигналы особи, оказавшиеся на периферии. Поскольку члены стаи все время меняют свое положение, то невольным лидером, за которым они устремятся, может оказаться любое животное. Такое сообщество называют эквипотенциальным.

Анонимные сообщества, члены которых не проявляют агрессии по отношению к вновь присоединившимся особям своего вида, получили название открытых. К ним относятся, например, стада жирафов или кенгуру, которых привлекает вид сородичей, но они с равной легкостью присоединяются к данной группе, а затем покидают ее.

Другой тип анонимного сообщества – закрытое. Его члены не различают друг друга "персонально", но могут выделять животных, принадлежащих к другому сообществу ("чужаков"), например по запаху. К типичным закрытым анонимным сообществам относятся колонии крыс-пасюков *(Rattus norvegicus).* При появлении на территории колонии чужака все ее взрослые члены набрасываются на него и либо убивают, либо изгоняют. Единственный признак, по которому крысы отличают "своих" от "чужих", – это специфический для каждой колонии запах. Если крысу потереть подстилкой, взятой из другой колонии, она сейчас же будет убита сородичами, с которыми до этого жила в полном мире (рис. 5.2).

5.2.4. ИНДИВИДУАЛИЗИРОВАННЫЕ СООБЩЕСТВА

Более высокий тип общественной организации – это индивидуализированные (персонифицированные) сообщества, т.е. объединения животных с упорядоченной структурой, в которых каждый член "знает" всех остальных "персонально" ("в лицо").

Стабильные замкнутые группировки, основанные на устойчивых отношениях между составляющими их особями, характерны для представителей отряда хищных млекопитающих (см.: 5.5.2), особенно тех, кто добывает пищу коллективной охотой (волки, гиенопые собаки и др.), а также для многих видов птиц и приматов. Ядром такой стаи обычно бывает группа достаточно опытных, немолодых животных, которые давно знают друг друга и находятся в "дружеских" отношениях. Для подобных групп характерно сочетание проявлений типичных черт иерархии доминирования (см.: 5.3.1) с более сложными "личными" отношениями между отдельными особями.

Другой важной особенностью таких групп является забота старших особей о целостности сообщества и безопасности его членов. Таким образом, при анализе структуры сообществ подобного типа можно выявить и черты иерархии доминирования с неизбежными проявлениями агрессии, и проявление феномена "ролей", когда лидерство попадает к наиболее опытным членам группы, распределяющим эту обязанность между собой (подробнее о "ролях"

см.: 5.3.4 и 5.3.7). В целом для таких сообществ характерна очень высокая пластичность индивидуальных контактов, включая черты неформальной привязанности и "дружбы". У высших позвоночных (приматов, дельфинов) сообщества имеют некоторые черты открытых групп (отсутствие агрессии по отношению к чужакам), которые сочетаются с очень сложными и устойчивыми взаимодействиями между особями. Примеры поведения высокоорганизованных животных в сообществах "индивидуализированного" типа рассмотрены в разделах 5.5.2–5.5.3.

Существуют разные подходы к оценке уровня сложности социальных контактов и относительной роли агрессии и "дружелюбия" в индивидуализированных сообществах. Многочисленные исследования были проведены в зоопарках и в экспериментальных лабораторных вольерах. При этом неизменно возникал вопрос о том, насколько отношения между особями в таких группах действительно соответствуют тому, что происходит в природе, в естественных группировках животных. Критический анализ этой проблемы можно найти в книгах О. Меннинга (1982; Manning, Dawkins, 1992).

Более прямой ответ на этот вопрос дают многочисленные наблюдения за природными популяциями в естественных для вида условиях. Исследователи постепенно приучали животных к своему присутствию, не вмешиваясь в жизнь группы. Так, Дж. Гудолл пишет (1992), что в своих взаимоотношениях с шимпанзе прошла три этапа. На первом этапе она старалась преодолеть естественный для диких животных страх, когда обезьяны при ее появлении разбегались. На втором этапе у обезьян возникали ориентировочно-исследовательские и агрессивные реакции, которые со временем угасли. И, наконец, наступило время, когда обезьяны стали встречать исследовательницу как сородича. При ее появлении они издавали специфический приветственный крик, раскачивали ветви деревьев, а в некоторых случаях вообще не обращали на нее внимания.

Наблюдая за шимпанзе более 30 лет, Гудолл могла различать "в лицо" всех членов группы и даже иногда знала "биографии" отдельных особей от рождения и до смерти.

Исследования природных популяций человекообразных обезьян (Шаллер, 1968; Фосси, 1990; Гудолл, 1992) и некоторых других млекопитающих, в частности медведей (Пажетнов, 1985; 1991), гие-новых собак (Дж. и Г. Лавик-Гудолл, 1977) и др., а также птиц, например воронов (Хейнрих, 1994), позволили выявить, какие именно феномены, описанные при наблюдениях в неволе, действительно существуют и в естественных условиях, а какие черты социального поведения этих видов в неволе следует рассматривать как артефакт. Многие из этих работ опубликованы в виде не только научных статей, но и увлекательных научно-популярных книг, сочетающих научную достоверность с художественной формой изложения. Тем самым этологи 60–90-х годов продолжили традицию, начатую К. Лоренцем (1978; 1984; 1992; 1994) и Н. Тинбергеном (1970; 1974; 1978), чьи книги стали классикой.

5.3.
Структура сообщества и механизмы ее поддержания

Согласно общепринятым представлениям, в основе поведения животных в сообществе лежит взаимодействие двух факторов: 1) общественного инстинкта, побуждающего их объединяться с сородичами и поддерживать с ними постоянные контакты; 2) внутривидовой агрессивности, которая позволяет установить и поддерживать определенный порядок в сообществе. На значение третьего фактора – уровня развития рассудочной деятельности животных данного вида, который определяет сложность отношений в сообществах высокоорганизованных млекопитающих и птиц, – одним из первых указал Л.В. Крушинский (1973) (см.: 5.3.9). Впоследствии о значении этого фактора в установлении "неформальных контактов" между животными писали неоднократно.

***5.3.1.* ИЕРАРХИЯ ДОМИНИРОВАНИЯ**

Структурированность сообщества – поддержание иерархической организации, обеспечивается прежде всего благодаря феномену доминирования и подчинения.

Норвежский эколог Т. Шьелдерупп-Эббе (Schelderupp-Ebbe, 1924) обнаружил в группах домашних кур и уток строгую упорядоченность отношений между птицами. Каждая особь либо превосходит по силе партнера, либо уступает ему. Эти взаимоотношения были названы "порядком клевания". При формировании группы происходит "выяснение отношений" птиц

друг с другом, в ходе которого постепенно выделяется одна, которая первой получает доступ к корму и гоняет от него всех остальных. Ниже ее на "лестнице доминирования" располагается птица второго ранга, которая превосходит всех, кроме главной, доминантной особи, и так далее. В самом основании находится особь, которую гоняют все члены группы.

Такая иерархическая система вырабатывается при столкновении птиц в борьбе за "ограниченный ресурс" (за место на насесте, пищу), и на ранних этапах ее установления происходит много драк. Однако когда иерархия устанавливается, она оказывается стабильной, поскольку порядок соподчинения особей устойчиво поддерживается. Обычно при приближении высокоранговой птицы подчиненные особи уступают ей без сопротивления.

Анализ показал, что предпосылкой стабильности иерархии является индивидуальное узнавание особей. В экспериментах, в которых одну и ту же птицу помещали последовательно в разные группы, "откалиброванные" таким образом, что она занимала в них разное иерархическое положение, куры обнаружили незаурядные способности к запоминанию и распознаванию членов каждой группы и без колебаний занимали причитающееся им положение.

У кур иногда устанавливается совершенная линейная иерархия, так что ни одна птица никогда не клюет особей, стоящих выше ее на иерархической лестнице (табл. 5.1). Подобные "идеальные" сообщества исключительно редки. Среди беспозвоночных их образуют, например, сверчки и речные раки, у которых иерархические отношения также строятся на основе индивидуального распознавания. В то же время у большинства видов животных обнаруживаются различные отклонения *ац* строгого линейного порядка.

Описанное явление – формирование иерархической структуры группы – стало рассматриваться как механизм, благодаря которому одно или несколько животных получают приоритет во всех жизненных ситуациях.

Предполагалось, что иерархическое ранжирование выделяет наиболее жизнеспособных особей, обеспечивая преимущественный успех их потомства в процессе естественного отбора.

Таблица 5 1

"Идеальная" линия иерархии в группе, состоящей из 12 кур

Примечание. В опыте каждая из птиц была индивидуально помечена. Таблица составлена на основе этограмм регистрации контактов птиц между собой в течение определенного времени наблюдения В вертикальных столбцах – число клеваний, которые данная курица нанесла другим членам группы, в горизонтальных – число клеваний, которые она же получила от других членов группы

"Идеальность" данной иерархической структуры выражается в том, что ни одна курица не клюнула ни одну из особей, стоящих на иерархической лестнице выше ее

	Y	*в*	*V*	*R*	*G*	*YY*	*BB*	*W*	*RR*	*GG*	*YB*	*BR*
Y												
B	*22*											
V	*S*	*29*										
R	*18*	*11*	*6*									
G	*11*	*21*	*11*	*12*								
YY	*30*	*1*	*6*	*21*	*8*							
BB	*10*	*12*	*3*	*8*	*15*	*30*						
W	*12*	*17*	*21*	*6*	*3*	*19*	*8*					
RK	*17*	*26*	*12\ 11*		*10*	*17*	*3*	*13*				
GG	*6*	*16*	*7*	*26*	*8*	*6*	*12*	*26*	*6*			
YB	*11*	*7*	*2*	*17*	*12*	*13*	*11*	*18*	*8*	*21*		
BR	*21*	*6*	*16*	*3*	*15*	*8*	*12*	*20*	*12*	*6*	*27*	

Действитель но, некоторые эксперименты прямо свидетельствовали о лучшей приспособленности членов жестко организованных сообществ. Например, в одних группах кур доминантную особь регулярно удаляли и заменяли незнакомой птицей, так что остальные вынуждены были постоянно заниматься "выяснением отношений", тогда как членов контрольных групп не тревожили. В контрольных группах агрессивные стычки происходили реже, яйценоскость кур была выше, т.е. группы с постоянным составом обладали явным преимуществом благодаря стабильной социальной среде. Аналогичную иерархическую

структуру и свойства' имеют колонии серых крыс (см.: 5.5.1).

Один из наиболее распространенных методических приемов, в особенности при исследовании физиологических основ доминирования и агрессивности, – это экспериментальный анализ поведения в "конкурентных ситуациях", когда моделируется ограниченность доступа к ресурсам. Для этого двум животным, на определенное время лишенным пищи или воды, одновременно открывают путь к одной кормушке или поилке. В зависимости от условий эксперимента подкрепление может получить либо только один из конкурентов, либо доминантом считается животное, которое больше съедает или дольше контролирует кормушку.

Рис.5.4. **Ящерицы рода *Anolis* для "устрашения" противника увеличивают свой объем, раздувая специальный мешок на шее (вверху); внизу показан силуэт того же животного в спокойном состоянии**

Эксперименты такого рода, проведенные на животных разных видов, показали, что корреляция между разными показателями доминирования (конкуренция за пищу, воду, территорию, доступ к половому партнеру, возможность уйти в гнездо и т.п.) может быть слабой или совсем отсутствовать. Даже в строго контролируемых лабораторных условиях при использовании генетически однородных однополых и одновозрастных животных не найдено "единого" доминанта.

5.3.2. РОЛЬ АГРЕССИИ В ПОДДЕРЖАНИИ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА

Образование и поддержание стабильных общественных группировок невозможно без внутривидовой агрессии (см.: рис. 5.2). Она выполняет следующие функции:

1) обеспечение изоляции группы в пределах одной популяции, что, например, препятствует перемешиванию стай при встрече их на одной территории;

2) противодействие проникновению в данное сообщество чужих особей, а также ограничение числа производителей путем изгна ния части самцов; в таких случаях возникает "резерв" мигрирую щих особей, за счет которого пополняется недостаток производи телей в других популяциях; у многих видов существование подоб ного резерва обеспечивает также обмен генами между группами;

3) участие в формировании и поддержании структуры индивидуали зированных сообществ.

Иерархические отношения между животными устанавливаются в результате конфликтов – либо настоящих драк (рис. 5.3), либо угрожающих демонстраций, причем последние бывают не менее эффективными, чем первые (рис. 5.4). Как правило, они включают различные приемы, благодаря которым животные кажутся крупнее, чем они есть на самом деле. Например, хождение на двух ногах, вздыбливание шерсти, подскакивание шимпанзе действуют не менее эффективно, чем прямое нападение. Такие же элементы поведения обнаруживаются у ящериц (рис. 5.4). Птицы, демонстрируя силу, распушают перья и расправляют крылья.

Рис.5.3. **Примеры истинных агрессивных конфликтов у млекопитающих (зебры)**



К. Лоренц предположил, что существование групп с тесными индивидуальными связями между особями возможно только у животных с достаточно развитой способностью к направленной агрессии, у которых объединение двух или большего числа особей имело значение для выживания. Этой проблеме посвящена его книга "Агрессия (так называемое зло)", написанная в 60-е годы и переведенная на русский язык в 1994 г.

Логический анализ наблюдений за поведением животных при проявлениях агрессивности, страха или взаимного влечения позволил Лоренцу сделать заключение о существовании тонкого баланса между этими состояниями, а также о неотделимости проявлений агрессивности как центробежной тенденции, от проявлений "любви" – общественного инстинкта, которые

обуславливают взаимное притяжение особей.

Написанная очень увлекательно, книга Лоренца не только внесла вклад в специальную область биологии – этологию, но и явилась одним из важнейших научно-философских произведений XX в. В ней приведены многочисленные доказательства того, что агрессивность является врожденным, наследственно обусловленным свойством всех высших животных. Прослеживая подобные свойства в поведении человека, К. Лоренц приходит к выводу, что "есть веские основания считать внутривидовую агрессию наиболее серьезной опасностью, какая грозит человечеству в современных условиях культурно-исторического и технического развития" (Лоренц, 1994). Это положение повлекло за собой обвинения автора в недооценке социальной природы человека. Оно способствовало отрицательному отношению к этой книге в СССР и на десятилетия задержало ее перевод на русский язык. Между тем, основное значение книги заключается прежде всего в изложении основ регуляции социальных отношений у животных.

5.3.3. РИТУАЛЫ И ДЕМОНСТРАЦИИ

Поддержание структуры сообщества осуществляется на основе агонистического поведения, т.е. комплекса реакций нападения, угрозы, подчинения и бегства. Как уже упоминалось, установление иерархии может происходить в результате прямых столкновений и драк, тогда как по мере ее упрочения в большинстве случаев прямые проявления агрессии уступают место угрозам и демонстрациям.

Выше (раздел 4.3) были рассмотрены типичные примеры угрожающих демонстраций у рыб и чаек. Согласно гипотезе Н. Тинберге-на, выраженность практически всех демонстраций определяется соотношением уровня агрессивности и страха, которые в данный момент переживает животное (рис. 5.5 и 5.11).

Рис.5.5. Позы угрозы у обыкновенной чайки, связанные с разным соотношением тенденций к атаке (темные столбцы) и к избеганию (светлые столбцы) *(по Мак-Фарленду, 1988)*

Знаменитая серия зарисовок немецкого этолога П. Лейхаузена показывает мимику домашней кошки при разных сочетаниях уровней агрессии и страха (рис. 5.6): агрессивная тенденция усиливается слева направо, страха – сверху вниз.

Другую группу демонстраций составляют ритуализованные движения, тормозящие агрессию со стороны более сильных сородичей. Их называют позами "покорности" или "умиротворения". По всем своим параметрам они противоположны жестам угрозы. Так, коралловая рыбка, угрожающая сородичу, демонстрирует ему свой яркий наряд, распахивает плавники или жаберные крышки, движется резко, демонстрируя силу. Когда же она "просит пощады", все выглядит совершенно по-другому: ее окраска бледнеет, она прижимает плавники, поворачивается к сопернику узким сечением тела, стараясь казаться маленькой, движется медленно, крадучись. Подобным же образом, демонстрируя угрозу, птицы распушают перья, чтобы казаться как можно крупнее, тогда как в знак подчинения они прижимают перо, и их силует становится более тонким. У макаков-резусов позы и движения доминантного и подчиненного животных диаметрально различны (рис. 5.7 и 5.11).



Рис.5.6. Изменения мимики кошки в соответствии с разными уровнями тенденции к агрессии и реакции страха *(по П. Лейхаузену)*

Выразительные позы угрозы и подчинения у воронов (рис. 5.8) не оставляют сомнений в их функциональном "назначении".

Формы ритуалов умиротворения многообразны, тем не менее некоторые из них (поза подставления, реакция выпрашивания корма) у самых разных групп животных одинаковы (рис. 5.9).

К. Лоренц (1994) выделил несколько основных особенностей таких ритуалов.

1. Демонстративное подставление наиболее уязвимой части тела. Так, побежденный волк отворачивает голову и подставляет победителю чрезвычайно ранимую боковую сторону шеи, выгнутую навстречу укусу. Галка подставляет под клюв птицы, которую нужно умиротворить, свой незащищенный затылок – обычную мишень при серьезном нападении с целью убийства. У многих видов птиц оперение на таких участках тела имеет особую окраску. У галок оно шелковисто-серое, а у техврановых, которые крупнее и темнее на затылке имеется более светлое пятно. По данным Н. Тинбергена (1974), чайки, демонстрируя умиротворение, отворачивают от противника клюв (см.: рис. 4.6 в), при этом привлекает внимание их белоснежный затылок (как у обыкновенной чайки) или особый рисунок на светлом фоне (как у молодой моевки).



Рис. 5.8. **Ворон в позе угрозы и в позе подчинения** *(по Хейнриху, 1995)*

2. Воспроизведение некоторых элементов детского поведения. Распространенный вариант ритуала умиротворения у птиц - это имитация позы птенца, выпрашивающего корм (рис. 5.10).

В репертуаре социального поведения псовых жесты умиротворения также играют важную роль; они происходят непосредственно из отношений щенка с его матерью и являются производными от движений сосания или просьбы накормить (см.: рис. 5.9). Как предполагает К. Лоренц (1994), эти действия превратились в ритуалы у тех животных, у которых изначально существовали более общий, социальный смысл, оказалось возможным формирование крупных социальных групп на базе супружеских пар и семей.

Рис.5.9. **Позы подчинения у волков.** а — ритуальное выпрашивание пищи; б — переворачивание на спину *(по Eibl-Eibesfeldt, 1977)*

а б



Рис.5.10. **Ритуал "выпрашивания корма" у воронов: а — рисунок** *(по Хейнриху, 1995)*, **б — фотография Хейнриха**



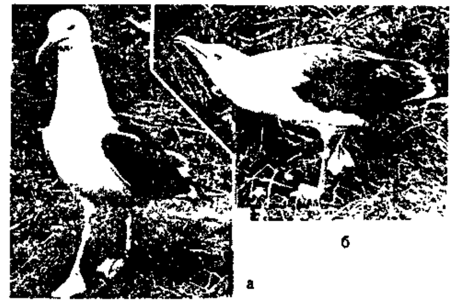


Рис.5.11. Сигнальные позы у клуши: а — "прямая" поза, означающая угрозу; б — "сгорбленная" поза умиротворения у той же птицы, при которой голова опущена, клюв направлен вверх, а крылья плотно прижаты кпутовищу, так что запястные суставы, демонстрирующиеся при угрожающей позе, оказываются незаметными *(Меннинг, 1982)*

3. Выражение социальной покорности с помощью действий, характерных для поведения самки при спаривании. Эти действия типичны для многих обезьян, особенно павианов. Ритуальный поворот задней части тела означает признание более высокого ранга другой обезьяны. Позу подставления они выполняют с самого раннего возраста без всякого обучения, даже при воспитании в изоляции от сородичей (рис. 5.12). Как уже упоминалось, те части тела, которые животные демонстрируют в знак угрозы или подчинения (рели-зеры – см.: 3.4), окрашены особенно ярко и заметно, чем подчеркивается выразительность церемонии. Так, у некоторых видов павианов задняя часть тела, которую они демонстрируют противнику в позе подставления, раскрашена самым фантастическим образом.

5.3.4. СЛОЖНЫЕ СИСТЕМЫ ИЕРАРХИИ

Представление о том, что в условиях ограниченного доступа к какому-либо ресурсу доминирование способствует его получению в первую очередь, подтверждено в многочисленных исследованиях социального поведения животных (подробнее см.: Резникова, 1997).

Сростом числа исследований на животных разных видов выявилось множество отклонений от классической линейной схемы иерархической структуры сообществ. Наиболее распространенное отклонение – превращение "лестницы" или "цепочки" в двухуровневую структуру: доминант – и все остальные. Случаи такого абсолютного доминирования наблюдаются, например, при содержании самцов домовых мышей или самцов колюшки в ограниченном пространстве. В иных случаях в иерархических "цепочках" могут наблюдаться "петли" или "треугольники", когда особь *А* гоняет особь *В,* особь *В* – особь С, но *А* боится *С.* Описаны даже такие ситуации, когда длинная иерархическая цепочка замыкалась в круг.

Показано, что в сообществах могут действовать параллельные системы иерархии – у самцов и у самок. Изменение ранга самки, как это было описано К. Лоренцем (1978) при изучении сообщества галок, может происходить, если она становится супругой высокорангового самца. У большинства видов самцы имеют более высокие ранги, однако имеются и исключения.

У некоторых видов животных внутри большого сообщества существуют стабильные группировки – кланы, чаще всего образованные одной или несколькими самками с их потомством одного-двух поколений (см.: Крук, 1977). Такие "материнские кланы" можно наблюдать, например, у слонов (И. и О. Дуглас-Гамильтон, 1981), дельфинов (Прайер, 1981; см. также обзор: Крушинская, Лисицына, 1983), гиеновыхсобак (Цж. и Г. Лавик-Гудолл, 1977). На рис. 5.13 приведена схема "построения" группы павианов при перемещении на открытом пространстве.

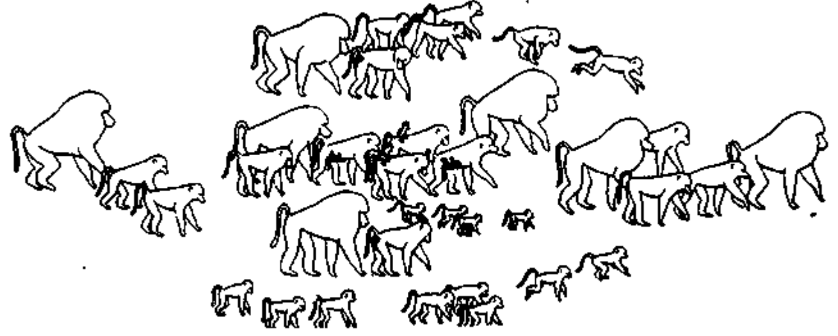


Рис. 5.13. Стая павианов на марше через открытую равнину. Самые крупные животные с большими гривами — половозрелые самцы. Самки с детенышами держатся в наиболее безопасной зоне — в центре группы; на схеме изображены и самки в эструсе (у них зачернена задняя часть тела). они находятся рядом с доминантными самцами *(по De Vore, 1965)*

Помимо относительно стабильных группировок и кланов, члены сообщества могут образовывать и временные коалиции, направленные либо на достижение "сиюминутной выгоды", либо на то, чтобы повысить свой общий ранг. Множество примеров подобных ситуаций дают исследования приматов (японских макаков, зеленых мартышек, павианов, шимпанзе). Так, два–три самца могут объединиться, чтобы отвлечь доминанта, инсценируя

драку или интересную находку, и, пока доминант "наводит порядок", по очереди получить доступ к пище или даже увести самку. Пример такой же "эксплуатации" молодым самцом принятого в сообществе доброжелательного отношения ко всем детенышам, можно видеть на рис. 5.14.

Существует достаточно много примеров, когда в сообществе приматов складывается не столько иерархия особей, сколько иерархия группировок (Гудолл, 1992).

5.3.5. ЛАБИЛЬНОСТЬ ИЕРАРХИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ В ИНДИВИДУАЛИЗИРОВАННЫХ СООБЩЕСТВАХ

Особенности структуры сообществ, выявленные в наблюдениях за животными разных видов, показали, что внутривидовая иерархия, ее структура и механизмы поддержания, а также возможные отклонения зависят от ряда факторов.

Конкретная ситуация в сообществе почти всегда лабильна и также может выходить за рамки простых иерархических отношений. Этологи выделяют некоторые правила, соблюдающиеся в группах животных в обход существующей иерархической системы. Одно из таких правил – так называемое "право обладания". Так, например, если низкоранговая особь шимпанзе добывает редкое лакомство, все остальные окружают ее, выпрашивая свою долю. Высокоранговые животные при этом не пользуются никакими преимуществами.

Пластичность поведения животных в сообществе обусловлена их богатым индивидуальным и социальным опытом. Создается впечатление, что классическая линейная иерархия является лишь некой врожденной "матрицей", характерной для многих общественных животных. В течение жизни на нее накладывается приобретенное умение оценивать и использовать социальные связи.

Это положение было подтверждено экспериментально (Anderson, Mason, 1978). Были сформированы две группы макаков-резусов: одна состояла из обезьян, выращенных в изоляции, с "искусственными" матерями (как в известных опытах Harlow et al., 1963), а члены другой росли со своими матерями и сверстниками. В обеих группах экспериментаторы искусственно создавали конкуренцию за бутылочку с водой. Оказалось, что у животных, выращенных в изоляции, устанавливается стабильный порядок доступа к бутылочке, напоминающий "порядок клевания" у кур. В то же время у животных с нормальным опытом социальных контактов была обнаружена достаточно высокая лабильность социального поведения. Они были, например, способны объединяться в коалиции, могли искать защиты у доминанта в спровоцированной ими же драке и тем самым отвлечь его от бутылочки и т.п. Подобные закономерности обнаружены и у беспозвоночных, например в опытах В.А. Харькива (1993) на муравьях (подробнее см.: Резникова, 1997).

Форма общественной организации может варьировать у данного вида в зависимости от местообитания и плотности популяции. Существует ряд четких примеров изменения структуры сообщества в зависимости от плотности населения. Часто перенаселение ведет к появлению в сообществе более выраженной иерархии. В экспериментах, проведенных на таких разных животных, как луна-рыба и мышь, было обнаружено, что в условиях высокой плотности самцы образуют типичную иерархию, но когда, позволяет пространство и существуют укрытия, они переходят к территориальности.

Зависимость формы организации сообществ, в частности размера групп, от экологических условий лучше всего исследована у млекопитающих. Однако суммировать весь ряд факторов, влияющих на величину группы и характер внутригрупповых взаимоотношений, далеко не просто. На первый план выступают два фактора: распределение пищевых ресурсов и давление со стороны хищников.

Если ресурсов питания много, то это способствует образованию больших групп. Например, у пасущихся на равнинах травоядных большие группы мало угрожают сохранению пищевых ресурсов. Напротив, виды, находящиеся на вершине пищевой цепи (такие как волк или крупные кошки), не могут существовать при высокой плотности.

Что касается второго фактора – угрозы со стороны хищников, то очевидно, что большим группам справляться с этой угрозой легче.

Демографические параметры популяции, влияющие на характер взаимоотношений особей в группах, зависят от обоих этих фак/ор- ов. Это относится в первую очередь к числу взрослых самцов в группах: в областях с большим давлением со стороны хищников оно заметно выше (подробнее см.: Резникова, 1997). I

Одно из проявлений пластичности структуры сообществ животных – ее изменения в зависимости от степени урбанизации среды. Воздействие антропогенных факторов может существенно влиять на пищевые ресурсы и наличие мест для гнездования птиц, меняя соответствующим образом размер и способ организации сообществ. Ярким примером таких влияний могут быть изменения, которые претерпели сообщества многих видов врановых птиц. Например, галки *(Corvus monedula),* типично колониальный вид, могут селиться разреженно и даже образовывать колонии ленточного типа. Напротив, представители одиночно гнездящегося вида – серые вороны *(Corvus comix)* – в городах при изобилии корма и гнездового материала строят гнезда в непосредственной близости друг от друга, а в единичных случаях – даже на одном дереве (Константинов, 1992).

Говоря о пластичности социального поведения птиц, нельзя особо не упомянуть о вброне *(Corvus corax., L.).* Ворон считался чисто одиночным видом, однако сейчас показано, что вороны могут сотнями кормиться на свалках и других массовых источниках корма (Константинов, 1992). Природа таких стай может быть очень сложной, и их нельзя считать простыми скоплениями в указанном выше смысле (см.: 5.2.2). Американский зоолог Б. Хейнрих(1994) в течение многих лет наблюдал за поведением воронов в лесах штата Мэн. Приманками для них служили коровьи туши или специально разложенные куски мяса. Стаи воронов (он назвал их "ордами"), насчитывавшие от 15 до 300 птиц, постепенно расклевывали эти приманки. Наблюдения позволили установить, что такая концентрация воронов у приманок – явление совершенно особое; эти объединения отличны по своей природе от стай других врановых, которые кормились тут же. В частности, голубые сойки *(Cyanocitta cris-tata, L.)* применяют альтернативную стратегию и, обнаружив корм, стараются скрыть это, чтобы не делиться с сородичами.

Самая главная особенность "орд" воронов состоит в том, что это не пассивные скопления. В поисках корма они летают парами или поодиночке и, обнаружив его, специальными криками ("воплями") широко извещают об этом, как бы приглашая всех желающих присоединиться. Эти крики нельзя услышать практически ни в какой другой ситуации. Хейнрих предполагает, что они развились из звуков, которые издают птенцы, выпрашивая корм.

Детальный анализ, который мы не будем приводить подробно, показал, что "приглашающие вопли" издают только молодые птицы. Благодаря этому они получают или удерживают доступ к корму, до которого их иначе не допустили бы владельцы территории – взрослая пара воронов. Хейнрих предполагает, что, помимо обеспечения пищей, у этих сборищ молодых птиц есть и другое предназначение – обретение социального статуса и "помолвки". Bopok, пока не имеющий пары, найдя корм, приглашает других птиц присоединиться к нему и тем самым не только получает или сохраняет доступ к пище, но, возможно, повышает свой статус, демонстрируя способности будущего кормильца при выведении потомства.

5.3.6. ДОМИНИРОВАНИЕ И РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ

Этологические и генетические исследования показали, что в сообществах мышей иерархическая структура лабораторной популяции определяет преимущественное отцовство доминанта (McCleam, DeFries, 1972).

Однако, по данным исследований индивидуализированных сообществ высокоразвитых животных, связь между иерархическим рангом и числом оставленных потомков бывает далеко не очевидной. Подчиненная особь может успешно адаптироваться к поведению доминанта и получать "все блага жизни", даже не вступая в борьбу. У самца благородного оленя описана удивительная "клепто-реп-родуктивная стратегия". Молодой самец успешно спаривался с самками, пока хозяин "гарема" отвечал на вызовы других самцов.

5.3.7. ИЕРАРХИЯ РОЛЕЙ И «РАЗДЕЛЕНИЕ ТРУДА" В СОЦИАЛЬНЫХ ГРУППИРОВКАХ ЖИВОТНЫХ

Усложнение схемы иерархического строения сообщества связано и с "распределением

ролей" (или "разделением труда") животных в группе. Оно описано у некоторых совместно охотящихся хищных рыб (тунца, макрели), а также у ряда видов млекопитающих, таких как бобры, львы, волки, гиены, гиеновые собаки, шакалы и др. Этот феномен представляет собой выполнение членами группы различных, но четко определенных по функции действий, например при охоте или охране территории. Возможность выполнения разных ролей в сообществе определяется у каждой особи сложнейшим сочетанием видовых, наследственных ФКД и поведения, основанного на индивидуальном и социальном опыте. На "результирующей" влияния опыта и врожденных задатков и основана роль каждого индивидуума в сообществе.

В целом, "разделение труда" в сообществах животных, несомненно, делает их социальные отношения более сложными и многообразными. В разных ситуациях на первый план могут выходить особи, более способные к тому или иному виду деятельности. Такие отношения называют "ролевой иерархией".

Замечательное разделение труда существует в сообществе бобров. Обитающая в хатке группа животных выделяет "дежурных", которые по очереди следят за бобрятами. Они постоянно играют роль "спасателей", так как детеныши еще не очень хорошо плавают и, покидая хатку, могут не найти входа в нее, задохнуться в воде либо погибнуть на берегу. Бобры, работающие вне хатки, также вь^пол-няют разные функции, такие как снабжение бобрят пищей, охрана или строительство.

Существуют наблюдения, свидетельствующие о том, что у некоторых видов "разделение труда" включает в себя манипуляции поведением одних особей со стороны других. Наиболее известны, хотя и не полностью убедительны, знаменитые эксперименты К. Моуэра (Mower, 1940): в камеру помещались несколько крыс, которые могли нажимать на рычаг для получения пищи, однако кормушка находилась в отдалении от него. Оказалось, что в такой ситуации на рычаг нажимали лишь немногие особи, обеспечивая пищей всех остальных. Остается неясным, почему "работала" только часть животных, а другие вели "паразитический" образ жизни.

Другой, более убедительный пример "разделения труда" и "эксплуатации" в группе молодых шимпанзе описал Л.А. Фирсов (1977). Он провел свои наблюдения на озерном острове в Псковской обл., где молодые животные летом вели свободный образ жизни. На первом этапе эксперимента шимпанзе могли получить приманку из открывающегося ящика только в результате успешных действий партнера. Когда они усвоили этот навык, отношения между ними начали изменяться. Достаточно сбалансированные в начале эксперимента, они быстро переходили в фазу "беззастенчивой эксплуатации", когда большую часть заработанной приманки получали не "работники", а "наблюдатели". Прежняя картина отношений восстанавливалась лишь после энергичных столкновений. Несомненно, такое "разделение труда", особенно путем манипуляций поведением партнеров, требует известного социального опыта и гибкости поведения.

Сходные отношения складывались и в группе молодых ворон (в начале эксперимента их возраст составлял 2 месяца), которые обучались нажимать на рычаг для получения корма одновременно. И в этом случае доля пищедобывательных реакций, совершенных членами группы, с самого начала была различной, и это различие углублялось в процессе эксперимента. В конце концов около 80% всех реакций совершала одна из птиц, получая при этом лишь 38% заработанных ею порций корма. Остальные 3 птицы получали в среднем по 20% всех подкреплений, даже если совершали не более 2% нажатий на рычаг. Существенно отметить, что взаимодействия между птицами были почти лишены признаков агрессивности, во всяком случае, ворона, нажимавшая на рычаг, не пыталась отгонять других членов группы от "заработанного" ею корма. Возможно, это происходило потому, что самыми активными "добытчиками" были "низкоранговые" особи (Зорина, 1996). Таким образом, в данной ситуации представители весьма разных групп позвоночных ведут себя довольно сходным образом. Изучение индивидуализированных сообществ животных дает много примеров крайне важной

Рис. 5.15. **Спасение утопающего (рисунок В. Маркина)** *(пояснения в тексте)*

роли сотрудничества для

успешной деятельности и выживания группы. Наиболее яркие из них – это совместная охота у многих крупных хищников, совместное сложное строительство и выращивание потомства у далеких друг от друга видов, например у бобров, голых землекопов (см.: 5.5.1) и общественных насекомых – термитов, ос, пчел, муравьев (см.: 5.6.5).

В приведенных примерах сотрудничество между членами сообщества составляет видоспецифическую черту их поведения, непременно характерную для всех особей. Наряду с этим сотрудничество может возникать как индивидуальное приспособление отдельных особей к конкретным условиям среды, которое не предусмотрено видовыми стереотипами поведения. Такой вид сотрудничества представляет особый интерес для характеристики разумных компонентов в поведении животных (см.: Крушинский, 1986).

Наиболее убедительные примеры этих высших форм кооперации обнаружены у человекообразных обезьян. Так, Дж. Гудолл (1992) приводит в своей книге ряд примеров, когда шимпанзе оказывали помощь другим членам группы, которые .могли и не быть их родственниками. Еще один пример – наблюдение Р. Футса за "говорящей" обезьяной Уошо (см. также: 5.4.2.2), которая жила на островке, окруженном рвом с водой и изгородью с электрическим током. Однажды молодая самка Синди, решив навестить Уошо, каким-то образом преодолела эту изгородь, но упала в воду и начала тонуть. Увидев это, Уошо, держась за траву, вошла в воду и умудрилась схватить Синди за руку, когда та, может быть, в последний раз всплыла на поверхность. Следует подчеркнуть, что между обезьянами не было родственных отношений, да и познакомились они совсем незадолго до события (рис. 5.15).

Разбирая этот и подобные довольно многочисленные примеры, Дж Гудолл полагает, что отбор родичей может играть роль в формировании способности к взаимопомощи не только среди родственных, но также и посторонних друг другу особей.

О способности к сотрудничеству не только у приматов, но и других высокоорганизованных позвоночных свидетельствуют упомянутые выше данные о врановых птицах. Своеобразным экспериментальным доказательством ее существования могут служить также данные опытов Л. С. Бондарчука, описанные в работе Крушинского и др. (1982), по одновременному обучению двух ворон в специальной камере, разделенной пополам прозрачной перегородкой. В каждой половине находилась педаль, при нажатии на которую появлялся корм, но это происходило только тогда, когда вороны нажимали на "свои" педали одновременно. Независимо от этого ворон научили открывать дверцы примыкавших к обоим отделениям камеры дополнительных клеток, где птицы видели кормушку с мясом. Каждый из навыков вырабатывался достаточно легко. Затем в главном эксперименте одну из ворон запирали в клетку, так что вторая птица при нажатии на педаль корма не получала.

Оставшись в одиночестве, ворона в конце концов открывала клетку и выпускала партнера. Этот факт рассматривается как доказательство способности птиц к экстренной интеграции независимых навыков в новой ситуации, т.е. к одному из относительно простых видов рассудочной деятельности (Зорина, 1997).

Анализируя проблему взаимопомощи и сотрудничества у высших позвоночных, Л. В. Крушинский (1986) приходит к выводу, что основным механизмом, обеспечивающим возможность таких взаимоотношений между членами сообщества, может быть только достаточно развитая рассудочная деятельность. Действительно, поведение Уошо в приведенном примере включает экстренную оценку новой, ранее никогда не имевшей места ситуации, способность поставить себя на место обезьяны, терпящей бедствие, и принять адекватное данной ситуации решение.

5.3.8. РАЗВИТИЕ СОЦИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Развитие социального поведения животных в онтогенезе зависит, по крайней мере, от двух основных факторов. Первый из них – это генетически детерминированная видоспецифическая "система общения", т.е. система коммуникации с особями своего вида, основанная на обмене сигнальными позами, жестами, движениями, включая демонстрацию особых сигнальных структур релизеров (см.: 3.4). Как само продуцирование подобных сигналов, составляющих язык животных, так и их опознание, как правило, не требуют

индивидуального опыта: оно относится к категории врожденных реакций. Второй фактор – существование определенных периодов индивидуального развития, в течение которых с наибольшей легкостью и быстротой формируются связи между особями: запечатле-ние детьми внешнего облика родителей, которое будет определять общественные взаимодействия этих особей по достижении ими взрослого состояния (см. также: 3.5 и 7.1).

Важнейшая роль в становлении социального поведения (как и практически любых других его форм) принадлежит играм (см. обзор: Зорина, 1998). Особенно ярко роль игры проявляется у животных, которые живут в сложно организованных сообществах. В ходе игры используются элементы агонистического поведения и закладываются основы иерархических отношений между их участниками. По мере взросления игры многих животных приобретают все более грубый характер и нередко заканчиваются агрессивными эпизодами. Благодаря этому животные не только получают сведения о сильных и слабых сторонах своих партнеров по игре и об относительном иерархическом положении своей матери и матерей товарищей по играм, но и учатся драться, угрожать, устанавливать союзнические отношения. Это позволяет им впоследствии успешно конкурировать с другими членами сообщества, в котором способность отстоять свои права и повысить ранг часто зависит от умения драться.

Установлено, что в характере социальных игр четко отражается видовая специфика поведения взрослых животных. Как отмечает К.Э. Фабри (1993), у одних видов грызунов (морские свинки) игровая борьба отсутствует, а социальные игры сводятся к сигналам "приглашения". В отличие от них, у большинства других грызунов распространены именно игровые схватки. Особенно отчетливо игровые взаимодействия грызунов проявляются в физически сложной среде обитания (Мешкова, Федорович, 1996).

Социальные игры очень характерны для хищных млекопитающих. В качестве примера современных исследований этого аспекта проблемы можно привести данные многолетних наблюдений Н.Г. Овсянникова (1993) за поведением и социальной организацией песцов *(Alopex galopus, L).* Они свидетельствуют, что взаимодействия молодых песцов в процессе игры действительно обеспечивают механизмы социальной интеграции в выводках этих животных. Игровая борьба у песцов феноменологически не имеет ничего общего с настоящей агрессией, хотя отдельные движения могут быть похожими. В целом схватки зверьков в процессе игры производят впечатление более стереотипных, монотонных действий, чем при настоящих схватках. Автор приводит ряд доказательств того, что игровая борьба эмоционально положительна и оказывает на выводки интегрирующее влияние. По свидетельству Овсянникова, во время игры стираются различия социального положения и роли в сообществе, временно ослабевает психосоциальный стресс, который неизбежен при взаимодействиях по необходимости – для выращивания потомства, добывания пищи и т.п.

Соотношение игровой борьбы, подвижных и охотничьих игр у разных видов также различно. При этом, как отмечает К.Э. Фабри (1993), нужно учитывать, что сами по себе элементы социального поведения представляют собой ФКД, которые проявляются в "готовом" виде и не требуют тренировки для своего созревания. Роль игры в становлении социального поведения состоит в том, что, если на ранних этапах она складывается из отдельных компонентов, то по мере взросления эти компоненты все больше интегрируются в единое целое.

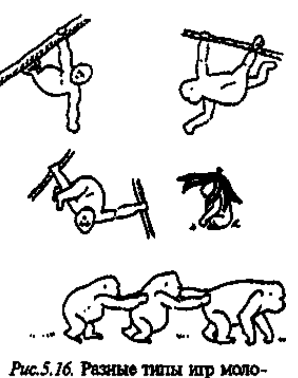


Рис.5.16. **Разные типы игр молодых горилл (по Шаллеру, 1963)**

Один из вариантов социальных игр – игры матери с детенышем. Они характерны для

хищных млекопитающих, но особенно развиты и выражены у человекообразных обезьян: мать играет с детенышем с первых же месяцев жизни и до окончания подросткового периода.

В процессе онтогенеза у многих животных меняются образ жизни и соотношение разных типов контактов. Так, например, молодые лисицы и медведи живут семейными группами, в которых проявляются многообразие и сложность дружелюбных взаимодействий, а став взрослыми, ведут одиночный образ жизни. При этом у взрослых бурых медведей дружелюбные контакты, свойственные молодым, полностью уступают место выраженной агрессивности по отношению друг другу (Пажетнов, 1985; 1991).

Наиболее сложный процесс развития проходит социальное поведение человекообразных обезьян. На рис. 5.16 показано, как могут играть молодые гориллы.

По наблюдениям Гудолл (1992), детеныши шимпанзе имеют достаточно долгий подростковый период, когда в тесных контактах с сородичами они овладевают не только многочисленными пищедо-бывательными и оборонительными навыками, но усваивают и основные паттерны коммуникативных реакций, и правила поведения в сообществе.

5.3.9. ВЛИЯНИЕ УРОВНЯ РАЗВИТИЯ ЭЛЕМЕНТАРНОЙ РАССУДОЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НА СПЕЦИФИКУ ОБЩЕСТВЕННЫХ ОТНОШЕНИЙ ЖИВОТНЫХ

Л.В. Крушинский (1973) одним из первых систематизировал данные о том, что степень многообразия и пластичности отношений в сообществе животных тесно связана с уровнем их психического развития. В своей монографии "Биологические основы рассудочной деятельности" он рассмотрел специфику общественных отношений у животных, обладающих высокоразвитой рассудочной деятельностью, – врановых, дельфинов, хищных млекопитающих (псовых, кошачьих, медведей) и разных видов приматов, сопоставив ее с уровнем развития их рассудочной деятельности по экспериментальным данным и по наблюдениям в природе (Крушинский, 1986. С. 176-208).

Ниже (см.: 5.4) рассмотрена организация сообществ этих животных в других аспектах, не дублирующих содержание упомянутого раздела книги Крушинского, к которой мы и отсылаем читателя.

Л.В. Крушинский пришел к выводу, что в сообществах высокоорганизованных животных взаимопомощь и сотрудничество играют весьма существенную роль, даже более значительную, чем агрессивность, связанная с поддержанием иерархической структуры. Речь идет не о том, что этот фактор определяет тип организации сообщества: независимо от уровня развития рассудочной деятельности виды могут вести как групповой, так и одиночный образ жизни. На основе приведенных данных Л.В. Крушинский (1986) делает вывод о том, что у наиболее умных животных из рассмотренных им групп – обезьян и дельфинов – наблюдаются и наиболее сложные формы социальных взаимоотношений (см. также: 5.5.3). Они не укладываются в рамки простых территориально-иерархических отношений, формирующихся на основе агрессии. У хищных млекопитающих, по его оценкам характеризующихся более низким уровнем рассудочной деятельности, социальные связи также относительно менее сложны (см.: 5.5.2).

Наиболее полные и убедительные конкретные доводы в пользу такого представления приводит Дж. Гудолл (1992. С. 427–428). Обобщая огромный объем собственных наблюдений за социальными взаимодействиями шимпанзе, она пишет, что это именно та сфера приспособительной деятельности животного, в которой требуются хорошее понимание причинно-следственных связей, мобилизация всех самых сложных познавательных способностей для достижения успеха и поддержания своего социального положения. Так, при рассмотрении вопроса о возрастных изменениях иерархического статуса самцов она указывает, что в ряде случаев борьба за доминирование напоминает "состязание характеров, в котором большое значение имеют ... изобретательность и упорство". В ее работе приводятся многочисленные примеры того, как низкоранговая особь достигает желаемой цели с помощью хитроумных обходных маневров, даже при явном неодобрении старшего по рангу. Это требует умения планировать свои действия и манипулировать поведением сородичей (см. также: 5.5.3), что как раз и относится к сфере разумного поведения.

Классическим примером роли такой сообразительности в достижении доминантного

положения стал самец Майк, который догадался использовать пустые металлические канистры для усиления эффекта своего угрожающего поведения (Гудолл, 1992). Шимпанзе учитывают тот факт, что положение в группе может улучшиться, если "заключить дружеский союз" с другим самцом.

Соотношение сил в группе шимпанзе постоянно меняется, и каждый из них должен всегда быть настороже, уметь оперативно узнавать особенности сиюминутной ситуации и мгновенно менять в соответствии с ними свое поведение, иначе может последовать суровое возмездие. Как пишет Гудолл, молодой самец, уже направившийся к самке и начавший демонстрировать свои намерения, немедленно остановится и примет нейтральную позу, если на сцене появится самец более высокого ранга.

Наблюдения показывают, что шимпанзе оценивают структуру сообщества отнюдь не только по результатам прямых агрессивных взаимодействий. Благодаря наблюдениям за контактами отдельных особей шимпанзе "вычисляет" на этой основе полную картину и собственное положение в ней: "если *А* гоняет *В, а В* угрожает *С,* следовательно, С ниже рангом, чем *А".* Практика показывает, что шимпанзе способны к такого рода умозаключениям. Эту сторону поведения некоторые авторы называют "social cognition". Именно подобные факты послужили основанием для высказанного американским исследователем Примэком (Premack, 1983) предположения о том, что у шимпанзе есть такая форма дедуктивного мышления как способность к транзитивному заключению, и побудили изучать ее в физиологическом эксперименте.

Не менее важную роль может играть и присущее шимпанзе умение понимать и оценивать выразительные движения, а также знания, намерения и другие внутренние (умственные) состояния сородичей, строя в соответствии с этим свое поведение. Тесно связанное со способностью к самоосознанию умение мысленно поставить себя на место другого и предугадать его действия Примэк (Premack, 1978; 1983) рассматривал как одно из наиболее сложных проявлений познавательной деятельности животных.

В ряде работ показано, что такой способностью действительно обладают только человекообразные обезьян и. Так, Сифард и Чини (1993), исследуя язык восточно-африканских верветок (см. также: 5.4.3.3), задавались вопросом, могут ли обезьяны понимать разницу между своими собственными представлениями и знаниями и представлениями других особей, а также могут ли они специально проинформировать о чем-то сородича, или изменить неверные представления у другого.

Чтобы ответить на эти вопросы, авторы провели эксперименты с группами макак резусов и японских макак, обеспечивая некоторых особей информацией, которой другие не владели. Особенно красноречивыми оказались результаты экспериментов, в которых мать имела возможность "сообщить" своему детенышу о местоположении корма и о появлении хищника. По условиям опыта мать прекрасно видела, что детеныш не осведомлен, например, о грозящей ему опасности. Оказалось, однако, что у низших обезьян мать никак не пытается воздействовать на поведение детеныша, и, по-видимому, эти животные не принимают в расчет намерения сородичей.

Это вполне соответствует поведению низших обезьян в природе. Например, детеныши верветок, начиная издавать крики тревоги или реагируя на сигналы других, делают много ошибок. Некоторые из них безобидны: например, детеныш издает крик "орел", видя пролетающего над головой голубя. Другие ошибки могут стоить детенышу жизни, например, когда он смотрит вверх, услышав сигнал о приближении змеи. Однако исследователи не обнаружили доказательств того, что взрослые "поправляют" детенышей или как-либо поощряют поведение тех, кто издает сигналы правильно и адекватно на них реагирует. Детеныши верветок учатся только посредством наблюдения, по-видимому, в связи с неспособностью взрослых особей оценить, что уровень знания детенышей уступает их собственному.

Эти результаты перекликаются с данными, полученными Д. По-винелли с соавт. (Povinelly et al., 1992) в остроумном эксперименте с "переменой ролей". Обезьянам (макакам и шимпанзе) предлагали игровой аппарат, напоминающий детский настольный хоккей, в котором

партнеры играют попарно и по очереди дергают за рычаги. В данном эксперименте один из двух партнеров (по одну сторону аппарата – животное, по другую – партнер, человек), "информатор", видел, где спрятана приманка, но достать ее не мог (его рычаг был заблокирован), а мог лишь указать на нее второму партнеру – "оператору", который, наоборот, не видел, где находится приманка, и мог ее достать, лишь пользуясь указаниями "информатора" и дергая соответствующий рычаг. Оказалось возможным научить макак хорошо выполнять свои роли: одни животные становились "информаторами", другие – операторами. К перемене ролей они оказались совершенно не способными. Зато шимпанзе прекрасно поняли, что на месте партнера нужно выполнять не свою прежнюю роль, а ту, что на этом месте выполнял человек. Это означает, что шимпанзе, выполняя роль информатора, "влезали в шкуру" оператора, примеривались к его роли и сознавали, что партнер может, а чего не может делать, и наоборот. Поэтому шимпанзе, в отличие от низших обезьян, легко справлялись с задачей перемены ролей. Сходные данные о различиях в степени осознания своих действий и предвидения их результата получены при сравнении орудийного поведения шимпанзе и павианов.

Отрицательные результаты, полученные в опытах с низшими обезьянами, не позволяют выяснить их причину: животное или не способно оценить умственное состояние другой особи, или, сделав такую оценку, оно не может ее использовать.

Продолжая сравнение низших обезьян с шимпанзе, следует упомянуть эксперименты Примэка с шимпанзе Сарой, в которых обезьяна должна была отличить состояние знания и незнания у человека. Ей показывали видеозаписи действий дрессировщиков, пытающихся решить различные бытовые проблемы, например включить кнопкой магнитофон, у которого шнур выдернут из розетки. Во всех случаях Сара указывала возможное верное решение для любимого дрессировщика и ... неверное – для нелюбимого. Эти данные доказывают способность шимпанзе поставить себя на место другого и мысленно воспроизвести его действия, а также свидетельствуют о его способности к осознанному обману. Ряд наблюдателей приводят примеры того, как шимпанзе обманывают друг друга в различных ситуациях с помощью разнообразных жестов, поз, мимики.

5.4. Коммуникация и язык животных

Общественная организация животных в целом представляет собой суммарный результат взаимодействия между членами сообщества.

Коммуникация составляет сущность любого социального поведения. Трудно представить себе общественное поведение без обмена информацией или же систему передачи информации, которая не была бы в каком-то смысле общественной. Когда животное совершает некое действие, изменяющее поведение другой особи, можно говорить о том, что имела место передача информации. Это весьма широкое определение, под которое подходят и те случаи, когда, например, спокойно кормящееся или, наоборот, тревожно насторожившееся животное только лишь своей позой воздействует на поведение других членов сообщества. Поэтому этологи, изучающие процесс коммуникации, задаются вопросом: "намеренно" ли передается сигнал или он лишь отражает физиологическое и эмоциональное состояние животного?

Могут ли такие социальные животные, как обезьяны, дельфины, волки или муравьи передать друг другу точные сведения, например о том, в какой точке пространства находится источник пищи и как этой точки удобнее достичь. Исследование пределов коммуникативных возможностей животных – одна из самых интересных и дискуссионных проблем в этологии.

5.4.1. КАК РАБОТАЮТ СИГНАЛЫ

Известно, что разные группы животных более или менее специализированы по сенсорной модальности используемых сигналов, в зависимости от степени развития у них тех или иных органов чувств. Так, тактильная коммуникация доминирует во взаимодействиях многих беспозвоночных, например у слепых рабочих термитов, которые никогда не покидают своих подземных туннелей, или у дождевых червей, которые ночью выползают из нор для спаривания. У беспозвоночных осязание тесно связано с химической чувствительностью, так как специализированные тактильные органы, например антенны насекомых, часто снабжены

хеморецепторами. Общественные насекомые передают большое количество информации путем комбинации тактильных и химических сигналов.

Тактильная коммуникация в силу своей природы возможна только на близком расстоянии. Длинные антенны тараканов и раков позволяют им исследовать мир в радиусе одной длины тела, но это почти предел для осязания. Тактильная коммуникация сохраняет свое значение у многих позвоночных, в частности у млекопитающих, наиболее "общественные" виды которых проводят значительную часть времени в физическом контакте друг с другом. У приматов важнейшую форму социальных контактов составляет обыскивание шерсти, или "груминг".

Другие сенсорные системы – системы зрения, слуха и обоняния обеспечивают общение на значительном расстоянии. Звук и запах имеют дополнительное преимущество благодаря тому, что они способны преодолевать естественные препятствия, например густую растительность.

Звуковые сигналы. Сигналами, рассчитанными на большое расстояние, являются обычно крики. Например, территориальные птицы поют свои песни, выбирая самую высокую точку местности ("песенный пост"). Птицы открытых ландшафтов (жаворонки, луговые коньки) поют, летая высоко над своей территорией. Рекорд дальности в звуковой коммуникации животных поставлен горбатыми китами: их песни могут восприниматься другими китами, находящимися на расстоянии нескольких десятков километров.

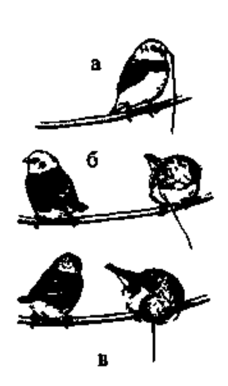
Химические сигналы особенно хорошо развиты у насекомых и у млекопитающих. Феромоны бабочек улавливаются самцами с подветренной стороны за 4–5 км, и они самые устойчивые из феромонов насекомых. Наоборот, феромоны треврги, используемые муравьями, распространяются на расстояние в несколько сантиметров и быстро распадаются, что вполне объяснимо, так как эти сигналы призваны обеспечить быструю, но локальную реакцию. Многие млекопитающие маркируют свою территорию при помощи запахо-вых меток, часто концентрируя их на особых местах. Запах используется также для сообщений о состоянии самок млекопитающих в период размножения, Во время эструса они выделяют специальные химические вещества, сигнализируя этим готовность к встрече с самцом. Этот тип сигнала используется у самых разных видов. Он аналогичен, например, запахам, издаваемым неоплодотворенными самками бабочек и привлекающим самцов с весьма далеких расстояний. Такие вещества называются половыми феромонами (см. также: 5.2.3).



Рис 5.17. Самец (слева) и самка (справа) золотистого дятла. Ключевой признак для определения пола птицами своего вида — черные усики самца (*пояснения в тексте*)

Зрительные сигналы могут действовать лишь на относительно коротком, в пределах видимости, расстоянии. Исключение составляют простые сигналы тревоги, в виде белых пятен на теле, например хвосты оленей и кроликов, видимые на большом расстоянии. К зрительным сигналам относятся также широко распространенные опознавательные знаки, многие из которых действуют по принципу "есть или нет". Так, ключевым признаком для определения пола у американского золотистого дятла является наличие черных усиков у самца, и если вклеить их самке, как это сделал Г. Нобль, самец сразу прогоняет ее (рис. 5.17). Ритуальные демонстрации и танцы брачных партнеров также воздействуют в первую очередь на зрительный анализатор (рис. 5.18).

Рис.5.19. Ухаживание у бриллиантовой амадины *Steganopleura guttata.* Самец демонстрирует самке подарок — травинку (а), поет и выполняет танец (б), а затем, сохраняя травинку в клюве, принимает позу выпрашивания пищи, характерную для молодых птиц (в) (*по Eibl — Eibesfeldt, 1977*)



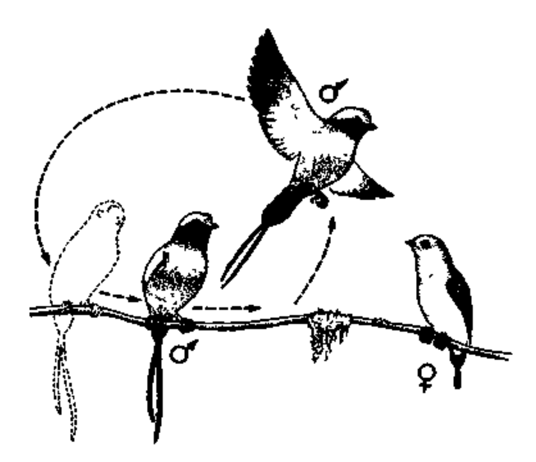


Рис. 5.18. Совместная брачная демонстрация у манакина. Часть демонстрации заключается в "кувыркании" двух самцов перед самкой (*по Alcock, 1989*)

О. Меннинг отмечает связь частоты использования цветовых зрительных сигналов с развитием цветного зрения у животных. Сложная брачная демонстрация бриллиантовой амадины включает в себя и "преподнесение подарка" (рис. 5.19). Оно практически универсально для многих групп, за исключением большинства млекопитающих. В ранней истории млекопитающих, когда их предки были ночными насекомоядными, цветовое зрение давало им мало преимуществ и почти утратило роль в процессе коммуникации. Поэтому яркая разноцветная раскраска некоторых рыб, рептилий и птиц поразительно контрастирует с универсальной серой, черной и коричневой окраской млекопитающих. Исключение составляют некоторые белки и приматы – это как раз те две группы млекопитающих, у которых цветовое зрение более развито, чем у остальных. В их окраске встречаются синие, красные, зеленые и желтые участки, которые они могут демонстрировать, например, в ритуалах угроз или подчинения.

В естественных условиях сигналы различных модальностей часто объединены в эффективные комбинации, сочетающие, например, и звук, и зрительный стимул. Хорошим примером являются брачные ритуалы райских птиц, включающие характерные позы, демонстрации "ритуальных" перьев, прыжки, крики и хлопанье крыльями.

Один из примеров такой комбинации, также действующей в сфере полового поведения, – строительство-ц .укрйшеыие-'ц^адашей, которые служат местом интенсивного соперничества между самцами у 14 из 18 видов шалашников, или беседковых птиц (сем. Ptilonorhynchidae), населяющих Австралию и Новую Гвинею. У двух видов – это беседка, достигающая полутораметровой высоты, в центре которой находится разукрашенное птицей деревце, а сводчатый коридор ведет из беседки на расчищенную площадку для тока. Для украшения беседки используются перья, раковины, кусочки костей, надкрылья жуков и цикад, а возле поселений человека еще и монеты, булавки, стекло, бижутерия, чайные ложечки, гвоздики, винтики, бумага и тому подобные предметы, сочетающиеся по цвету с украшениями природного происхождения (рис. 5.20). У некоторых видов самцы к тому же раскрашивают шалаши, смешивая сок ягод со слюной. Это пример, по-видимому, одного из самых сложных зрительных сигналов (см. также: Резникова, 1997).

Рис. 5.20. Самец австралийского атласного шалашника у своего шалаша (рис. *О. Перепелкиной*)

Таким образом, сигналы, используемые животными, весьма многочисленны. Однако все их многообразие у разных видов укладывается приблизительно в 10 основных категорий:

1) сигналы, предназначенные половым партнерам и возможным по ловым конкурентам;
2) сигналы, которые обеспечивают обмен информацией между ро дителями и

потомством;

1) крики тревоги, зачастую воспринимаемые животными разных видов;

4) сообщения о наличии пищи;

5) сигналы, помогающие поддерживать контакт между обществен ными животными, например перекличка шакалов или крики стайных птиц; Лоренц (1984) описывает своеобразное "голосование" у стаи гусей: сначала одна птица издает "стайный крик", и если большинство птиц его подхватывает, стая взлетает, но если ответило слишком мало птиц, то начавшая кричать птица замолкает и стая остается на земле;

6) сигналы-"переключатели", предназначенные подготовить живот ное к действию последующих стимулов. Явление, связанное с такими сигналами, названо метакоммуникацией. Так, поза с прижатыми к земле передними лапами предшествует драке-игре у львов и у псовых, она не встречается ни в каких других ситуациях и говорит о том, что все последующие агрессивные действия – это всего лишь игра (см.: Зорина, 1998). У обезьян в таких случаях появляются особая, "игровая" мимика и походка (Гудолл, 1992);

7) сигналы-"намерения", которые предшествуют совершению какой-то реакции: например, перед взлетом птицы совершают особые движения крыльями;

8) сигналы, связанные с выражением агрессии;

9) сигналы миролюбия;

10)сигналы фрустрации.

До сих пор мы рассматривали работу различных сигналов, не обсуждая вопроса о наличии четких границ, разделяющих отдельные единицы коммуникации. Ведут ли животные диалог по принципу "вопрос-ответ", или сигналы плавно переходят один в другой, образуя континуум, в котором партнеры могут выделять отдельные фрагменты и реагировать на них?

Этологи высказывали представление о том, что одни сигналы могут действовать как триггеры ("спусковые крючки"), а другие – как "насосы". Крики тревоги, например, постоянны для каждого вида. Они действуют как триггеры, резко меняя поведение особи. О принципе "насоса" говорят тогда, когда влияния сигналов постепенно накапливаются и изменяют вероятность того, что получатель будет отвечать. Например, самцы голубей при ухаживании в течение нескольких дней много раз повторяют характерные "поклоны", прежде чем произведут на самку нужное впечатление. В этом случае градуированное воздействие заключается в накоплении эффекта от повторения. Наряду с этим есть сигналы, которые сами по себе могут быть градуированными. Так, при агрессивных стычках животные нередко испускают различные крики или осуществляют зрительные демонстрации (движения хвоста у собак, приподнимание хохолка у соек). Эти сигналы имеют несколько градаций, которые коррелируют с вероятностью того, что животное нападет или убежит. Приведенный выше рис. 5.6, на котором показаны соответствующие "градации" в мимике кошки (по Лейха-узену), представляет собой иллюстрацию этого положения.

В целом создается впечатление, что коммуникационные возможности большинства видов животных весьма специализированы и ограничены, и создание новых сигналов может происходить при их комбинировании или градуировании. Например, М. Килей (Killey, 1972), подробно исследуя звуковые сигналы копытных животных, пришла к выводу о том, что большинство их континуально (непрерывно) и выражает уровни возбуждения и основные мотива-ционные состояния животного. Она считает, что специфических звуков, соответствующих определенным состояниям ("слов"), у копытных ничтожно мало, и даже крайние элементы континуумов можно связать переходными формами. К такому же выводу приходит Е.Н. Панов (1978, 1983) на основе анализа системы коммуникации многих видов животных. В то же время этологи, исследующие сообщества высокосоциальных и психически высокоорганизованных видов, сталкиваются с пограничными ситуациями, когда возникает предположение, что в некоторых случаях их система коммуникации выходит за указанные рамки (см.: 5.4.4.5). Проблеме коммуникации у животных посвящено огромное число исследований. Рассмотрим лишь некоторые из них.

5.4.2. ЯЗЫК ЖИВОТНЫХ И МЕТОДЫ ЕГО ИЗУЧЕНИЯ

Долгое время абсолютное большинство исследователей считали, что наличие языка – это

уникальное свойство человека. Поскольку существует тенденция определять язык таким образом, что он предстает исключительной привилегией людей, это вносит в исследования определенные предубеждения. Существует так много определений языка, что только их перечислению посвящена первая глава книги известного американского психолингвиста Н. Хомски "Язык и сознание" (Chomsky, 1980).

Как отмечает в книге "Поведение животных" Д. Мак-Фарленд (1982), определить понятие языка с объективной точки зрения нелегко, поскольку он характеризуется многими необходимыми признаками. Например, мы можем согласиться с тем, что язык – это средство коммуникации, но очевидно, что не все средства коммуникации являются языком. Язык человека обычно существует в форме речи, но это далеко не всегда так (азбука Морзе, языки там-тамов, сигналы дымных костров и семафоров, "свистовые" языки некоторых народов обычно рассматриваются как вспомогательные языковые средства). Вместе с тем, символический язык, используемый при общении глухонемых, – это грамматически организованная знаковая система. Язык человека использует символы, но также символичны и некоторые аспекты коммуникации у пчел. Люди осваивают язык в течение специфического чувствительного периода развития, но то же самое наблюдается у некоторых птиц, когда они учатся песне своего вида.

Рис. 5.22. Модель "танцующей" пчелы, предложенная Михельсеном (*Michelsen et al., 1988*). а — схема модели, б — использование модели в улье. "Пчела" состоит из тела (1) и крыла (2), сделанного из куска лезвия бритвы. К области головы модели через фитилек (3) с помощью трубки (4) подается сахарный раствор, который слизывают пчелы-наблюдатели. Специальные устройства обеспечивают генерацию и передачу вибраций на "крыло" (5, 6) и движения "тела", как при естественном танце (7)

С помощью языка можно передавать информацию не только о сиюминутных ситуациях, но и о таких, которые удалены и во времени, и в пространстве (свойство перемещаемости, см.: 5.4.4.3). Однако некоторые сигналы тревоги у животных обладают теми же свойствами.

Использование человеком грамматических правил – это тот аспект языка, который, казалось бы, явно выделяет его из коммуникативных систем животных. Тем не менее, благодаря некоторым исследованиям на шимпанзе (Savage-Rumbaugh et al., 1993) и это положение перестает быть бесспорным.

Несомненно, язык человека гораздо сложнее языка животных. Но означает ли это, что между общением людей и общением животных существует качественная разница, или все дело в степени развития этого общения? Многие исследователи пытались ответить на этот непростой вопрос, применяя принципиально различные подходы и методы.

5.4.3. ПОПЫТКИ ПРЯМОЙ РАСШИФРОВКИ ЯЗЫКА ЖИВОТНЫХ

5.4.3.1. ТАНЦЫ ПЧЕЛ. Одним из самых выдающихся достижений в этой области, видимо, следует считать открытие и подробное исследование символического "языка танцев" медоносной пчелы Карлом фон Фришем (Frisch, 1923; Фриш, 1980), получившим за эти исследования Нобелевскую премию в 1973 г. (тогда же ее получили и два других выдающихся этолога: К. Лоренц и Н. Тин-берген). Сам факт способности пчел передавать информацию о месте массового цветения и наличия у пчел-разведчиц стереотипных повторяющихся движений зафиксирован еще в 1788 г. Шпитц-нером, однако Фриш впервые исследовал это явление именно как язык (рис. 5.21). Он показал, что пчелы используют разные по степени конкретности способы дистанционного наведения: простой круговой танец передает информацию о том, что нужно "искать в пределах 100 м", и стимулирует рабочих покинуть улей. Если же необходимо мобилизовать пчел на дальний поиск, разведчица исполняет внутри улья, на сотах, виляющий танец. В нем угол, образуемый между прямой пробега танцовщицы на сотах и направлением силы тяжести, сигнализирует о направлении полета (причем пчелы-наблюдательницы переводят значение угла танца по отношению к силе тяжести снова в угол по отношению к Солнцу). Расстояние до источника корма коррелирует с 11 параметрами танца, например с его

Рис. 5.21. Танец медоносной пчелы

продолжительностью, темпом, количеством виляний брюшком, с длительностью звуковых сигналов.

Таким образом, по выражению О. Мен-нинга (1982), "мир вынужден был признать, что передавать информацию в символической форме может не только человек – это способно сделать такое скромное создание, как пчела". Однако открытие Фриша было признано отнюдь не безоговорочно. В 60– 70-е годы разгорелась бурная дискуссия по поводу того, действительно ли пчелы передают информацию с помощью системы дистанционного наведения, включающей абстрактные символы, или они в какой-либо форме используют пахучие вещества. Было высказано предположение о том, что идеальным разрешением этого спора были бы результаты, полученные с помощью пчелы-робота – модели, изготовленной для выполнения танца под контролем человека. Первая удачная попытка такого рода была осуществлена Н.Г. Лопатиной (1971): ей удалось вступить в диалог с семьей пчел, которые воспринимали "танец" модели пчелы-танцовщицы с информацией о расстоянии до кормушек. Позднее более детальные и весьма эффективные опыты с искусственными пчелами были проделаны датским исследователем А. Михельсеном (рис. 5.22; Michelsen et al., 1990).

Так был подтвержден сам факт использования пчелами "языка танцев". Расшифровка этого языка до сих пор не завершена. Новые исследования в этой области приносят интересные результаты, но они же ставят и новые вопросы. Е.К. Еськов (1979) экспериментально исследовал звуковую составляющую танца пчел и установил, что акустический сигнал дальности может нести информацию о расстоянии до самых различных целей полета (источники углеводной и белковой пищи, новое жилище), причем пчелы способны корректировать структуру своего акустического сигнала в зависимости от структуры акустических помех. Один из последователей Фриша М. Линдауэр показал, что пчелы используют визуальные компоненты танца для передачи сведений не только о пище, но и для указания подходящего места для жилья во время роения.

Были выделены также новые, ранее неизвестные параметры и компоненты танца. Стали известны "отпугивающие" танцы при угрозе отравления инсектицидами. Большой вклад в исследования коммуникации пчел внес И.А. Левченко (1976). Он сопровождал киносъемкой эксперименты, в которых пчелы решали различные пространственные задачи с помощью коммуникации, и анализировал геометрические фигуры танца и различные составляющие передаваемых сигналов. Оказалось, что все формы фигур танцев включают одни и те же элементы и различаются количеством "виляний" в прямолинейном пробеге. Степень точности целеуказания прямо коррелирует с расстоянием до цели. Количество звуковых сигналов, издаваемых разведчицей во время танца, также зависит от расстояния до цели. При этом информацию воспринимают не все пчелы в свите разведчицы, а лишь те, которые следовали за ней на протяжении 4–9 циклов танца.

О том, что возможности пчелиного языка еще далеко не познаны, говорят и опыты самого К. Фриша (1980), в которых танцовщицы вынуждены были огибать холм, но в танце они указывали направление по прямой, а расстояние – с учетом усилий, затраченных при полете вокруг холма. По выражению автора, это относится "...к наиболее удивительному чуду, которыми так богата жизнь пчел". Эту ситуацию позднее формализовал Бизецкий: он помещал перед ульем туннель, в конце которого находилась чашечка с сиропом. Если туннель был прямой, то танец указывал правильное направление; если туннель делал поворот под прямым углом, то направление, указанное пчелами, соответствовало гипотенузе угла, а расстояние было близким к истинному. Если же туннелю придавали круглую или К-образную форму, то танцы были очень сложными и расшифровать их не удавалось.

Вместе с тем, есть примеры, свидетельствующие об ограниченности языка пчел. Так, Фриш отметил, что в нем нет слова "вверх" ("...цветы не растут в небесах"), и пчелы могут передавать информацию о перемещении кормушки только в горизонтальной плоскости. Он установил это в опыте, когда улей находился внизу радиобашни, а кормушка наверху. Ее показали пчелам-разведчицам, но они не смогли мобилизовать сборщиц. По мнению многих современных этологов и психолингвистов, это свидетельствует о "закрытости" языка танцев, тогда как языки человека являются открытой системой. Обладая так называемым свойством

"продуктивности" (см.: 5.4.4.3), они способны создавать неограниченное количество сообщений о чем угодно. Заметим, однако, что если бы гипотетические наблюдатели предложили человеку нечто соблазнительное, поместив его в пятое (или ...энное) измерение, в нашем языке могло бы и не хватить средств для передачи такой информации.

5.4.3.2. ЯЗЫК ВОСТОЧНО-АФРИКАНСКИХ ВЕРВЕТОК. Еще ОДИН, ставший классическим, результат расшифровки естественных сигналов животных был получен Т. Струзейкером (Strusaker, 1977), описавшим символические акустические сигналы у восточноафриканских вер-веток *(Cercopithecus aethiops).* Обезьяны издавали по-разному звучащие крики в ответ на появление трех хищников: леопардов, орлов и змей. При этом сигналы, издаваемые при появлении леопарда, заставляли верветок взбираться на деревья, тревога по поводу орла – вглядываться в небо и спасаться в кустах, а при звуках, означающих появление змеи, обезьяны становились на задние лапы и вглядывались в траву. Таким образом, впервые было точно показано, что они используют различные знаки для маркировки разных предметов или разных видов опасности.

Существовали, однако, и более скептические интерпретации: тревожные крики могут служить просто сигналами общей готовности, заставляющими животных оглядываться, и если они видят хищника, то реагируют на увиденное, а не на услышанное. Возможно и то, что крики обезьян – это не символы разных хищников, а выражение относительной интенсивности испуга, вызываемого леопардами, орлами и змеями. В этом случае возможность считать сигналы верветок семантическими становилась еще менее вероятной.

Эти гипотезы были проверены Сифартом и Чини (1993; Seyfarth et al., 1980). Они транслировали обезьянам записи различных сигналов, естественно, в отсутствие хищников, так что животные реагировали только на звуковую, а не на зрительную составляющую этого сложного комплекса стимулов. Чтобы проверить, не отражают ли сигналы животных степень испуга или возбуждения, записи изменяли, делая их длиннее или короче, громче или тише. Результаты свидетельствовали о том, что крики тревоги выполняли функцию именно семантических сигналов.

В исследовании аналогий между сигналами обезьян и словами нашего языка авторы пошли дальше. Известно, что при сравнении слов мы делаем заключение об их сходстве или различии на основе их смысла, а не акустических свойств. Так, мы считаем слова "предательство" и "измена" сходными, а слова "предательство" и "обстоятельство" – различными. Опыты четко показали, что вер-ветки оценивают различные звуки именно на основе их смыслового содержания, а не только акустических свойств. Семантическая система обезьян этого вида, видимо, несложная: некоторые крики (например, предупреждающие о появлении леопарда и змеи) различаются по смыслу, а другие (например, "врр-р" и щебет) относятся к одному и тому же явлению и могут выражать разные оттенки в пределах одной понятийной категории.

s.4.3.3. ЕСТЕСТВЕННЫЕ языки ШИМПАНЗЕ и ДЕЛЬФИНОВ. Данные Си-Фарта и Чини интересно сопоставить с наблюдениями за другими животными. Дж. Гудолл (1992. С. 146–148) не проводила специальных исследований этого вопроса, но отмечала, что некоторые издаваемые шимпанзе звуки могут различаться в зависимости от вида пищи или конкретной опасности. Например, звук "хуу" издается только при виде небольшой змеи, неизвестного шевелящегося создания или мертвого животного.

Проанализированные случаи успешной "расшифровки" семантических сигналов можно объяснить на редкость удачно выбранными объектами, хотя и столь несходными между собой: речь идет о сравнительно четко выраженных отдельных сигналах (фигуры пчелиного танца, крики верветок), которые соответствуют четким ситуациям (поиск точки в пространстве, появление орла в небе или змеи в траве). Такие ситуации могут служить ключом для расшифровки "речи" животных. В большинстве же случаев определить смысл, например, сложнейших акустических сигналов дельфинов или волков, а также быстрых движений "языка жестов" муравьев достаточно трудно. Такие трудности сопоставимы с ситуацией лингвиста, у которого есть отрывки рукописей на неизвестном языке и нет ключа к ним.

В эксперименте можно заставить животное решать определенную задачу, для которой

необходимо использование коммуникации, т.е. можно смоделировать подобную ситуацию, однако сами сигналы либо не поддаются фиксации (примером может служить описанный ниже эксперимент Э. Мензела с шимпанзе), либо крайне неудобны для классификации. Представим, что мы наблюдаем действия японцев во время чайной церемонии и пытаемся по произносимым словам и совершаемым действиям составить русско-японский словарь. При этом наблюдатель не понимает смысла большинства действий, не знает, где начинаются и кончаются слоги и фразы, одно и то же слово, произносимое разными лицами, может воспринимать как разные слова и, наоборот, несколько слов принимать за одно. По-видимому, из таких наблюдений составить словарь невозможно.

Исследователь акустической коммуникации волков (Теберг) отмечал удивительную способность волка к тончайшему различению ничтожных оттенков звука и считал, что она не может быть просто игрой природы. Автору удалось вычленить несколько постоянных сигналов (например, "звук одиночества", когда один из членов стаи попал в изоляцию и стремится присоединиться к остальным), а также выяснить, что волки могут передавать какую-то конкретную информацию небольшим изменением отдельных параметров голоса (см. также: 5.5.2).

Исследования акустической коммуникации млекопитающих принесли интересные результаты, однако до сих пор естественные семантические системы даже таких высокоорганизованных социальных животных, как шимпанзе или дельфины не могут считаться расшифрованными. Ниже мы рассмотрим два примера, связанные с этими животными, когда четко поставленные эксперименты свидетельствуют о передаче сложной информации, но сам язык животных не поддается фиксации или расшифровке.

Многочисленные попытки предпринимались для расшифровки языка дельфинов (см., например: Марков, 1993). Один из первых и наиболее знаменитых экспериментов был проведен В. Эвансом и Дж. Бастианом (Evans, Bastian, 1969) с парой дельфинов, которые должны были сообщить один другому, в каком порядке нужно нажимать на педали, чтобы получить рыбу. Первоначально обоих дельфинов содержали вместе, и каждый из них научился нажимать левую педаль, если светящаяся лампочка начинала мигать, и правую, если она светилась стабильно. Затем их помещали в разгороженный пополам бассейн так, что они не могли видеть друг друга и общались лишь с помощью акустических сигналов. Лампочка была видна только одному из дельфинов, а педали были в обоих отсеках бассейна. Животные получали вознаграждение в том случае, когда оба нажимали на педали правильно. Успех, достигнутый дельфинами в тысячах испытаний, говорит об их способности передавать конкретную информацию.

Аналогичные опыты были проведены В.И. Марковым и сотр. с использованием модифицированной методики (см.: Zanin et al., 1990). Они подтвердили, что афалины могут координировать поведение друг друга во время опыта и передавать информацию либо о размере мяча (маленький – большой), либо о том, в каком положении его предъявляют (справа – слева).

Трактовка этих экспериментов до сих пор вызывает споры, и приведенные данные свидетельствуют о значительных препятствиях на пути расшифровки естественных коммуникативных систем.

Американский исследователь Э. Мензел (Menzel, 1979) провел серию экспериментов, в которых выяснял, могут ли шимпанзе передавать друг другу информацию о местоположении пищи, не прибегая к прямому показу, а используя "дистанционное наведение". В сопровождении одной из обезьян он прятал пищу, а затем выпускал всех шестерых шимпанзе, предоставляя им возможность найти тайник. Специально фиксировались только те, довольно многочисленные, случаи, когда обезьяна-свидетель не возглавляла группу, а двигалась сбоку или сзади, но, тем не менее, группа бежала прямо к тайнику. Когда Мензел вместо пищи прятал "страшную" игрушку (например, змею), шимпанзе приближались к тайнику осторожно, с явными признаками страха. В отдельных сериях тестов двум шимпанзе показывали разные тайники. Когда всех обезьян после воссоединения со "свидетелями" выпускали, они выбирали из этих тайников наиболее привлекательный: либо предпочитали большее количество пищи меньшему, либо фрукты – овощам. Несмотря на столь красноречивые результаты, Мензелу не

удалось установить, с помощью каких конкретных сигналов передается эта информация. По его мнению, речь может идти о тонких мимических движениях, которых наши средства наблюдения не улавливают (подробнее см.: Панов, 1983).

О том, что шимпанзе обладают потенциальной способностью к передаче не только видоспецифических сигналов, но и совершенно новой информации, свидетельствуют опыты по обучению обезьян языкам-посредникам (см.: S.4.4).

5.4.4. ОБЩЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА С ЖИВОТНЫМИ С ПОМОЩЬЮ ЯЗЫКОВ-ПОСРЕДНИКОВ

Выше (см.: 2.7.4) мы кратко описали историю этого поистине революционного направления в изучении поведения, получившего название "language-training experiments". Оно составило важный этап в развитии и этологии, и физиологии высшей нервной деятельности, и, наконец, психолингвистики. Обучение обезьян искусственным языкам (так называемым языкам-посредникам), которые в той или иной степени обладают свойствами человеческой речи, сыграло и продолжает играть важнейшую роль в двух неразрывно связанных, но все же самостоятельных аспектах изучения поведения. Первый касается оценки уровня развития когнитивных процессов – способности к образованию довербальных понятий и использованию символов вместо реальных предметов и явлений (Premack, 1983; 1984; Rumbaugh et al., 1984; 1991; Gardner, Gardner, 1985). В настоящей главе рассматривается второй аспект и делается попытка описать поведение обезьян в процессе обучения языкам-посредникам как проявление наиболее сложной формы коммуникации у животных (см. табл. 5.2). Исследование этих вопросов важно для понимания эволюции поведения, так как позволяет оценить, какие элементы коммуникативных процессов животных и в какой степени предшествовали появлению речи человека.

5.4.4.1. опыты НА ШИМПАНЗЕ. Наука шла к этому эксперименту с первых шагов исследования высших форм психики животных, в первую очередь шимпанзе. Этих человекообразных обезьян недаром называют лабораторным двойником человека. Действительно, среди современных животных это наши ближайшие родственники: у человека и шимпанзе очень много общих генов, а также много общего в строении и функционировании всех органов, включая мозг. Более того, по многим особенностям своей психики шимпанзе гораздо больше похожи на человека, чем на других животных, включая и приматов.

Тем не менее долгое время считалось, что имеется одна ступень в развитии психики, на которую человекообразные обезьяны не смогли не только подняться, но даже к ней приблизиться (настолько принципиальными считались особенности, лежащие в ее основе). Эта ступень – человеческая речь, которая служит не только средством общения, но и аппаратом мышления. Действительно, как мы уже убедились, язык животных, включая и обезьян, – это конкретные звуковые, обонятельные, зрительные и т.п. сигналы, которые действуют в данной ситуации, в данный конкретный момент. Они одинаковы у всех особей каждого вида, запас их определен геноти-пически и практически не подлежит расширению. Й.П. Павлов называл их "первой сигнальной системой", общей для животных и человека. В отличие от этого язык человека позволяет передавать информацию в отвлеченной форме с помощью слов-символов, которые являются сигналами других, конкретных сигналов. Именно поэтому И.П. Павлов называл слово "сигналом сигналов", а речь – "второй сигнальной системой", которая позволяет не только реагировать на конкретные стимулы и сиюминутные события, но в отвлеченной форме передавать информацию об отсутствующих предметах, о событиях прошлого и будущего.

Долгое время существовало, да и сейчас еще не полностью изжито представление, что между психикой человека и его близких и далеких родственников лежит непроходимая пропасть, так что речь человека не имеет никаких биологических корней. Такая точка зрения не была единственной, но именно она господствовала в официальной советской физиологии 50-х годов. Среди современных ученых, в том числе и западных, также до сих пор имеются активные сторонники представления о том, что никаких элементов этой формы психики у антропоидов нет и быть не может (Terrace et al., 1979, 1985).

Однако чем больше появлялось экспериментальных данных о сложности высшей нервной

деятельности человекообразных обезьян, тем более логичным становилось предположение о том, что наряду с развитой первой сигнальной системой они обладают и какими-то, пусть самыми примитивными зачатками второй сигнальной системы. Как мы уже показали в разделе 2.7.4, вопрос о том, в какой мере и форме у антропоидов может проявляться способность пользоваться символами вместо реальных предметов и явлений, закономерно возникал у многих исследователей, и, начиная с 70-х годов, анализом этой проблемы прицельно занимается несколько научных коллективов. Супруги Аллен и Беатрис Гарднер (Gardner, Gardner, 1969; 1985; см. также: 2.7.4), выбрав жестовый язык американских глухих – амслен (AMerican Sign LANguage), получили возможность исследовать способности шимпанзе овладевать элементами языка, построенного по правилам английской грамматики. Их подход и метод были вполне адекватны для того, чтобы выяснить, в какой мере такой язык может стать средством коммуникации обезьяны и человека, а также обезьян между собой. Первая воспитанница Гарднеров – шимпанзе Уошо – за 3 года обучения усвоила 130 знаков, изображенных сложенными определенным образом пальцами (рис. 5.23).

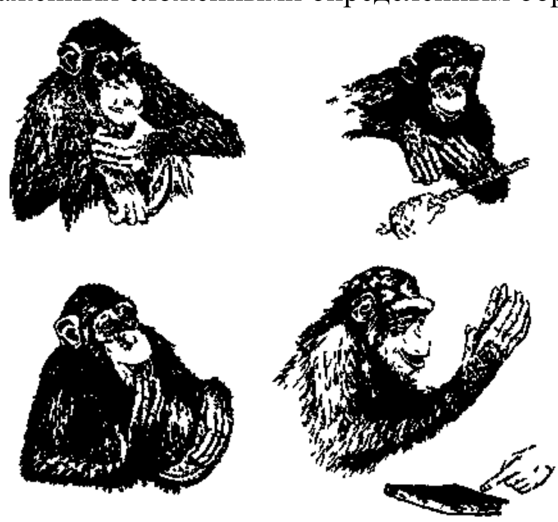


Рис 5 23 Примеры знаков амслена, усвоенных Уошо "сладость и конфета", "пить", "веревка", "книга" (*По Линдену, 1981*)

Далее по собственной инициативе она начала их комбинировать в цепочки из 2–5 слов. Первыми такими комбинациями были "дай сладкий" и "подойди открой". Позднее Гарднеры работали и с другими шимпанзе. Эти и другие опыты подробно и достоверно описаны в книге известного американского популяризатора Ю. Линдена (1981; см. также: Ерахтин, Портнов, 1984; Мак-Фарленд, 1988).

Все "разговоры" Уошо и части других обезьян фиксировались на видеопленку. Часть экспериментов всех перечисленных авторов была организована по методу двойного слепого контроля: половина экспериментаторов не знала ответа на вопрос, предлагаемый обезьяне: она должна была называть объекты, изображенные на слайде, делая соответствующий знак тренеру, который, в свою очередь, не видел этого слайда. Второй экспериментатор, которого обезьяна не видела, фиксировал ее жесты, но не знал, какие слайды ей демонстрируются. В этой ситуации Уошо правильно ответила на 92 из 128 вопросов.

Специальные опыты показали, что шимпанзе не просто вырабатывают ассоциации между знаками и соответствующими предметами и действиями, но понимают их смысл. Ряд особенностей, проявившихся при пользовании обезьян своим словарным запасом, свидетельствовал, что запоминание знаков сопровождается процессами более высокого порядка – обобщением и абстрагированием. В частности, оказалось, что, несмотря на отсутствие специальной процедуры, обезьяны применяют усвоенные жесты к довольно широкому набору незнакомых предметов той же категории, что и использованные при обучении. Так, например, шимпанзе Ним в опытах Герберта Терреса (Terrace et al., 1979), как и все остальные обезьяны, делал соответствующий знак, когда видел представителей любых пород собак, не только живых, но и на картинках, или если просто слышал собачий лай. Иными словами, обезьяны переносят навык называния предмета с единичного образца, использованного при обучении, на все предметы данной категории.

Усвоенную систему знаков шимпанзе использовали как средство классификации предметов и их свойств. Впервые это было четко показано Роджером Футсом (Fouts, 1975) в опытах на шимпанзе Люси, которая имела относительно ограниченный запас знаков (60), но с их помощью почти безошибочно относила к соответствующей категории новые, ранее никогда ей не предъявлявшиеся овощи, фрукты, предметы обихода и т.п. Обезьянам оказались доступны переносы значений символа, иногда довольно тонкие. Так, Уошо назвала служителя, долго не дававшего ей пить, "грязный Джек", и это слово явно было употреблено не в смысле

"запачканный", а как ругательство. В других случаях разные шимпанзе называли бродячего кота "грязным котом", а гиббонов – "грязными обезьянами". Люси применяла для обозначения невкусного редиса знаки "боль" и "плакать".

Чтобы обучить Уошо знаку "нет", Гарднеры просигналили ей, что снаружи ходит большая собака, которая хочет ее съесть. Через некоторое время обезьяне предложили погулять, и она отказалась. Единственной причиной могло быть воспоминание о собаке, причем образ собаки приобрел дополнительный признак – "быть снаружи". Он стал посредником между образами "гулять" и "собака". Последующие эксперименты по той же методике, проведенные на других обезьянах (Patterson, 1978), показали, что словарь даже в 400 знаков далеко не исчерпывает их возможностей. Кроме того, как отмечали Гарднеры (1985), в большинстве случаев опыты проводились на молодых шимпанзе и прекращались, самое позднее, когда им исполнялось 10 лет. Учитывая, что в неволе они могут жить до 50 лет, авторы допускали, что полученные данные отражают далеко не все возможности этих животных.

Еще один важный аспект проблемы – возраст, когда начинается обучение. Опыты на Уошо, одни из наиболее успешных, начались, когда ей было 10 месяцев. Сравнение языковых навыков разных шимпанзе (Лана, Шерман и Остин, Кэнзи), исследованных, начиная с 1972 г., Д. Рамбо и С. Сэведж-Рамбо, также показывает, чем раньше начато обучение, тем больших результатов достигают обезьяны. Так, карликовый шимпанзе Кэнзи, который с 10 месяцев постоянно слышал разнообразную человеческую речь (в соответствии со специальной программой), в возрасте 5 лет спонтанно обнаружил способность понимать ее в существенно большем объеме, чем все остальные обезьяны (Savage-Rumbaugh et al., 1993).

Сам по себе факт заучивания знаков еще не несет ничего принципиально нового – для этого достаточно простого условнорефлек-торного обучения. В таком случае феномен легко можно было бы объяснить в рамках бихевиористских представлений, как это делали и до сих пор продолжают делать многие авторы (например, Schusterman, Gisiner, 1988). Тем не менее ряд особенностей пользования "словарным запасом" заставлял предполагать, что запоминание знаков сопровождается у шимпанзе процессами более высокого порядка, включающими формирование обобщений, в том числе высокоабстрактных. Об этом свидетельствует тот факт, что Уошо, а затем и другие обезьяны были способны запоминать не только знаки (жесты, пластиковые жетоны, компьютерные символы и т.п.), обозначающие окружающие предметы, их свойства, основные действия, совершаемые шимпанзе и человеком, но также некоторые отвлеченные понятия типа "еще", "нет", эмоциональные состояния – "больно", "смешно" и т.п. Они могли использовать знаки в переносном смысле и в новых ситуациях, образовывать из „их 2–3-членные предложения с соблюдением порядка слов, характерного для английского языка (табл. 5.2).

Таблица 3 2

Основные программы обучения обезьян "языкам-посредникам"

Тип "языка"	Авторы	Животные	Программа
Язык жестов (амслен)	Gardner, Gardner, 1968, 198S	шимпанзе Уошо, Моджа, Дар и Тату	использование знаков амслена для обозначения новых предметов; степень отвлеченности используемых символов
	Fouts et al., 1975, 1984, 1989	шимпанзе Люси	тест на способность к категоризации
		шимпанзе Элли	"перевод" с английского на амслен
		шимпанзе Бруно, Буи, Лулис и др.	общение на амслене между обезьянами
	Patterson, 1978	горилла	словарь более 400 знаков
	Terrace 1979	шимпанзе Ним	анализ понимания фраз
Пластиковые символы на магнитной доске	Premack D., 1971, 1984, 1989, 1994	шимпанзе Сара	составление сложноподчиненных предложений построение аналогий
Компьютерная обучающая система (искусственный язык "йе-ркиш")	Rumbaugh, 1973, 1984, 1991	шимпанзе Дана	понимание и построение предложений
	Savage-Rumbaugh, 1979; 1984; 1988; 1993	шимпанзе Шерман, Остин	способность к символизации
		шимпанзе (бонобо) Кэнзи	спонтанное понимание устной речи

5.4.4.2. ОБУЧЕНИЕ ЯЗЫКАМ-ПОСРЕДНИКАМ ДРУГИХ ЖИВОТНЫХ И ПТИЦ.

Наряду с шимпанзе языку жестов обучали также гориллу (Patterson, 1978) и орангутанов (Miles, 1983). Кроме того, ряд ученых попытались исследовать эту форму коммуникации у животных-неприматов.

Способность морских млекопитающих к овладению языками-посредниками в течение ряда лет изучает американский исследователь Л. Херман (Herman, 1986). В его работах дельфины афалины должны были сначала усвоить "названия" различных предметов, находящихся в бассейне, и совершаемых с ними действий. "Словами" служили жестовые сигналы экспериментатора, который стоял на краю бассейна. После того как дельфины устанавливали связи между жестами и объектами в бассейне, а также между жестами и манипуляциями, которые они должны были выполнить, проводились тесты с использованием новых предложений, в которых их просили принести или переместить какой-либо предмет, либо поместить один предмет внутрь другого или на него, или под него и т.п. Оказалось, что афалины способны без специального обучения понимать логически упорядоченные последовательности "слов" языка-посредника. Интересно отметить, что постоянный оппонент Хермана Р. Шустерман (Schusterman, Gisiner, 1988) регулярно предлагал трактовку тех же результатов с позиций условнорефлек-торной теории, отказываясь (подобно критикам экспериментов с "говорящими" обезьянами) признавать наличие у них хотя бы зачатков способности понимать значение порядка слов.

Несомненный интерес представляют также исследования на попугаях. Известно, что попугаи разных видов могут выучивать и произносить сотни слов, варьировать слова в предложениях, произносить фразы адекватно ситуации и вступать в довольно осмысленные диалоги со своими воспитателями. Подробное описание поведения "говорящих" птиц приводится в работе В.Д. Ильичева и О.Л. Силаевой (1990). Примеры "осмысленной" речи попугаев широко известны, особенно благодаря тому, что, начиная с 60-х годов, волнистые попугайчики стали широко распространенным у любителей видом. Однако экспериментальных исследований высокой нервной деятельности попугаев практически не проводится. Исключение составляют только многолетние работы американской исследовательницы Айрин Пепперберг (Pepperberg, 1981; 1987а; 1987Ь). На основе методик обучения обезьян она разработала оригинальный метод общения с попугаем Алексом (африканским серым жако – *Psittacus ertthacus),* причем в качестве языка-посредника использовалась собственно человеческая речь. Хотя высказывания попугая в опытах Пепперберг и производят глубокое впечатление, их уровень не сравним с продемонстрированным шимпанзе. Тем не менее, именно Пепперберг впервые удалось поставить эксперименты, с помощью которых можно объективно

судить о характере когнитивных способностей попугаев.

Разработанный Пепперберг метод отличается тем, что в процессе обучения участвуют одновременно два обучающих человека. Один (основной) тренер обращается одновременно и к человеку (второму тренеру), и к попугаю. Второй тренер является для попугая, с одной стороны, объектом для подражания, а с другой – как бы его соперником.

Благодаря этой программе Алекс научился не только называть предметы, но и определять их форму (треугольная, четырехугольная) и цвет, а также указывать материал, из которого они сделаны. Алекс мог отвечать на вопросы, например: "Сколько здесь предметов? Сколько из них круглых? А сколько кожаных? Сколько черных?" У этого попугая удалось установить связь между неприятной для него ситуацией и отрицанием "нет".

Работы по обучению языкам позвоночных-неприматов построены так, что не столько выявляют их коммуникативные способности, сколько характеризуют уровень когнитивной деятельности – способность к обобщению и символизации. Несмотря на то что такие работы немногочисленны и разрозненны, они внесли несомненный вклад в характеристику их высшей нервной деятельности и свидетельствуют о перспективности дальнейших исследований в этом направлении.

5.4.4.3. КЛЮЧЕВЫЕ СВОЙСТВА ЯЗЫКА ПО ХОККЕТУ. Чтобы точнее охарактеризовать структуру и свойства "языка", который усваивали обезьяны и другие позвоночные, кратко рассмотрим некоторые положения лингвистики, привлекаемые авторами экспериментов к их анализу, и определим их наличие или отсутствие в усваиваемых шимпанзе языковых навыках. Как упоминалось выше, существует много определений и критериев языка. В связи с проблемой усвоения антропоидами языков-посредников широко обсуждалось и использовалось определение известного _ американского лингвиста Ч. Хоккета (Hockett, 1958; см. также: Линден, 1981). Согласно его представлениям, язык человека обладает 7 ключевыми свойствами, которые частично присущи естественным языкам животных, а в полном объеме – только человеку. Использование предложенной Хоккетом базовой таблицы ключевых свойств позволяло понять, насколько глубоко животные могут овладеть человеческим языком и каковы пределы, их.лингвистических способностей. В частности, Р. Футе (Fouts, 1975) проанализировал жестовый язык шимпанзе в соответствии с этими критериями.

Ч. Хоккет обсуждает выделенные им ключевые свойства языка применительно как к общению людей, так и к конкретным способам общения у четырех видов животных – пчелы, колюшки, серебристой чайки и гиббона, полагая, что такой подбор видов отражает разнообразие способов общения в животном мире. Как было описано выше, пчела, обнаружив источник пыльцы, возвращается в улей и танцем сообщает остальным пчелам о местоположении источника корма и о его количестве.

Самцы и самки колюшки сигнализируют о готовности приступить к размножению путем изменения своей окраски и формы тела. Птенцы серебристой чайки побуждают своих родителей кормить их с помощью клевков в направлении родительского клюва. В сообществе гиббонов существует система криков, оповещающих о различных опасностях и общих потребностях. Хоккет полагает, что в каждом из этих способов общения присутствует по крайней мере одно из выделенных им ключевых свойств языка, а в танце пчел – почти все (табл. 5.3, подробнее см.: Линден, 1981).

Таблица 5.3 **Характеристики коммуникативных систем некоторых животных и человека**

Свойства языка	Пчела	Колюшк	Чайка	Гиббон	Человек
Двойственность	нет (7)	нет	нет	нет	есть
Продуктивность	есть	нет	нет	нет	есть
Произвольность	слабая	нет	нет	слабая	большая
Взаимозаменяемость	есть	нет	нет	есть	есть
Специализация	есть	?	есть ,	есть	есть
Перемещаемость	есть	нет	нет	нет	нет

Свойство **структурной двойственности** означает, что человеческий язык обладает

одновременно и фонологической (звуковой), и грамматической (смысловой) организацией, т.е. построен из звуковых и смысловых элементов. Вместо того чтобы для каждого сообщения использовать отдельный сигнал, как это характерно для большинства коммуникативных систем животных, речь человека строится из конечного числа звуков, или фонем, которые комбинируются огромным числом различных способов и благодаря этому образуют смысловую структуру. Языки животных, как показано в таблице, этим свойством не обладают.

Свойство **семантичности** означает присвоение определенного значения некоторому абстрактному символу. Это свойство присуще как естественным языкам животных, так и языкам-посредникам.

Свойство **произвольности** означает, что сообщения слагаются из единиц, не имеющих очевидной связи с их смыслом. Альтернативой такой системе является иконическая, когда знаки являются "картинками", иллюстрирующими их смысл. Произвольность, как и двойственность, присуща и амслену, и йеркишу, и жетонам, с помощью которых "разговаривала" Сара (см.: 2.7.4). Примером иконического знака **может** служить изобретенный Уошо жест "нагрудник" (она очерчивала пальцем соответствующее место на груди), тогда как ее учили произвольному знаку – условной комбинации пальцев, ничего общего не имеющей с реальным предметом.

Свойство **взаимозаменяемости** заключается в том, что любой организм, способный посылать сообщения, должен быть способен и принимать их. Например, когда самка колюшки раздувает брюшко, самец в ответ совершает брачный ритуал, но их роли поменяться не могут, и таким образом, в языке колюшки взаимозаменяемость отсутствует. В отличие от этого все виды языков-посредников, освоенных шимпанзе, обладают этим свойством.

Свойство **специализации** заключается в отсутствии прямых физических следствий полученного сообщения, в том, что животное лишь передает информацию, но не действует непосредственно. Человек, по-видимому, обладает максимально специализированной системой общения. Если же вернуться к примеру с колюшкой, то самцы реагируют непосредственно на физические аспекты сообщения, посылаемого самкой, – раздувание брюшка и метание икры, тогда как самка реагирует на изменение окраски самца. Таким образом, сообщение самца более специализированно, чем сообщение самки. В отличие от естественных языков животных языки-посредники обладают свойством специализации.

Наконец, **культурная преемственность** означает способность передавать информацию о смысле сигналов из поколения в поколение посредством обучения и подражания, а не генетической преемственности. Наблюдения Р. Футса за общением Уошо с ее приемным сыном Лулисом (Fouts et ah, 1984; 1989) показывают, что такая преемственность в использовании языка-посредника, по-видимому, может существовать.

Зарегистрировано, по крайней мере, три случая, когда Уошо специально учила малыша знакам амслена (пища, жвачка, стул) – складывала соответствующим образом его пальцы. Два этих жеста так и вошли в его словарь. Взрослые шимпанзе также в ряде случаев усваивали знаки, подражая "говорящим" сородичам.

Эти данные представляют несомненный интерес, однако не могут служить достаточно убедительным доказательством наличия культурной преемственности языковых навыков у шимпанзе. Хотя они пользуются знаками в отсутствие человека, неясно, насколько эти знаки отличаются по своим функциям от естественного языка жестов и телодвижений. Не было проанализировано, о чем обезьяны сигнализируют друг другу и какой тип коммуникативных связей они обеспечивают этими жестами. Вместе с тем, в природных условиях культурная преемственность, по-видимому, играет определенную роль в создании диалектов естественного языка шимпанзе.

Принципиально важным свойством языка человека является **перемещаемость,** поэтому мы особенно подробно рассмотрим, насколько оно присуще языковому поведению шимпанзе. Имеется в виду, что предмет сообщения и его результаты могут быть удалены во времени и пространстве от источника сообщения. Наличие этого свойства подразумевает способность:

1) использовать знаки в отсутствие соответствующего объекта;
2) передавать информацию о прошлых и будущих событиях;

3) передавать информацию, которая может стать известной только в результате употребления знаков.

У естественных коммуникативных систем животных свойство перемещаемости полностью отсутствует. В работах Р. Футса (Fouts, 1984) приведены отдельные наблюдения, свидетельствующие о наличии этого свойства в языке, усвоенном Уошо и Люси. Так, например, Люси, которую разлучили с ее любимой собакой, когда та заболела, постоянно называла ее по имени и говорила, что той больно (Temerlin, 1975).

Для анализа этого вопроса Р. Футе (Fouts et al., 1976) провел опыты на шимпанзе Элли. Он обратил внимание, что Элли неплохо понимает устную речь окружающих, и в специальном эксперименте обучил его названиям нескольких предметов. Затем Элли уже в отсутствие обозначаемых предметов научили знакам амслена, соответствующим этим словам. Во время теста обезьяне предъявляли новые предметы тех же категорий, что и использованные при обучении. Оказалось, что Элли правильно называл их с помощью жестов амслена, как бы мысленно переводя их названия с английского на амслен. На этом основании автор сделал заключение о том, что в основе употребления знаков у шимпанзе может лежать не просто образование ассоциаций, но формирование внутренних представлений о соответствующих им предметах и .действиях. Поэтому знаки могут употребляться в отсутствие обозначаемых предметов и наряду с прочими преобразованиями допускают и кроссмодальный перенос от звуковых (словесных) к зрительным (жестовым) знакам.

Наиболее убедительно способность шимпанзе передавать информацию об отсутствующих и недоступных непосредственной сенсорной оценке предметах была продемонстрирована в работах С. Сэ-ведж-Рамбо (Savage-Rumbaugh, 1984; 1993). При сравнении поведения шимпанзе и детей обращает на себя внимание тот факт, что дети понимают слова еще до того, как начинают говорить сами (навык восприятия формируется у них раньше, чем навык воспроизведения). В то же время этого не наблюдалось в опытах на многих шимпанзе, в особенности обученных "йеркишу" по методике Д. Рамбо. В этих опытах употребление знаков было жестко формализовано и служило главным образом для получения нужных предметов. В ряде случаев животные, по-видимому, не понимали смысла знаков при изменении контекста. Кроме того, в упомянутых выше опытах шимпанзе подают знаки главным образом в присутствии предметов, если они получают за это подкрепление, тогда как дети произносят слова ради чистого удовольствия или для привлечения внимания окружающих к интересующим их вещам.

С. Сэведж-Рамбо предположила, что эти различия обусловлены особенностями методики, которую разработал для обучения шимпанзе Д. Рамбо. По ее мнению, ведущую роль в ней играло образование условной связи (ассоциации) между знаком и получением соответствующего предмета, а также подражание действиям тренеров, тогда как у детей слова усваиваются в самых разных ситуациях и им соответствуют более или менее отвлеченные внутренние представления, а не простые ассоциации. Особенно это различие проявлялось при сравнении поведения детей и шимпанзе Даны. Ее обучение было строго формализовано во избежание возможных подсказок и т.п., и она действительно научилась главным образом нажатию на соответствующую клавишу компьютера для получения нужного ей предмета.

В отличие от этого новая методика С. Сэведж-Рамбо не фокусировала внимания обезьян на получении объекта. Их учили использовать знак (изображение, которое появлялось на экране после нажатия на определенную клавишу, так называемая "лексиграмма") не для получения предмета, а для его "наименования" в ситуации, где всегда было несколько предметов, и воспроизведение знака не было жестко связано с их получением. Поскольку одновременно воспитывали двух самцов – Шермана и Остина, – они научились общаться с помощью знаков, отвечать на них и влиять на поведение друг друга и окружающих. Благодаря этому они, по мнению авторов, усваивали язык как "функционально-действенный навык", как средство воздействия на поведение окружающих, а не просто как серию движений, которую надо совершить, когда этого хочет экспериментатор. С нашей точки зрения, сходный тип поведения был описан Футсом (Fouts et al., 1984) у шимпанзе Бруно и Буи, которых обучали амслену (см. табл. 5.2).

Обученные по этой системе Шерман и Остин употребляли знаки в гораздо более разнообразных ситуациях, чем их предшественники, особенно Дана. Стремление к "наименованию" предметов обнаружилось у них спонтанно, без инструкции тренера. Очевидно, что научить этому специально невозможно. Не дожидаясь, когда тренер даст им или попросит предмет, как это бывало у всех других обезьян, они по собственной инициативе называли их и показывали тренеру, т.е. включали обычно исполняемые тренером функции в собственное поведение. При появлении тренера с набором игрушек они без всякой команды называли их и показывали, вместо того, чтобы ждать, когда тот решит играть и даст соответствующую команду. Это свойство проявилось и в отношениях между самими шимпанзе. Шерман – доминант – нажимал на соответствующую клавишу и давал Остину кусок апельсина. Оба нажимали нужную клавишу компьютера прежде, чем взять кусок пищи или игрушку, даже если те были спрятаны. Остин (низший по рангу) подводил Шермана к компьютеру и побуждал добывать лакомства.

Как подчеркивает автор, для такого уровня использования знаков (лексиграмм) как средства индикации (называния) предметов требуется понимание соответствия между: 1) предметом, который выбран из группы как объект наименования; 2) лексиграммой, выбранной на панели; 3) предметом, который в конце концов выбран и передается экспериментатору. Наиболее жесткая проверка этого соответствия – процедура теста при двойном слепом контроле (рис. 5.24).

В обстановке игры с тренером шимпанзе "называют" один из предметов, но предметы для выбора, тренер, которому их надо показывать, и клавиатура, на которую надо нажимать, пространственно разнесены для создания дополнительной нагрузки на образную память. Решив, какую игрушку выбрать (рис. 5.24, а), шимпанзе должен помнить, что именно он выбрал, пока идет к клавиатуре и высвечивает соответствующую лексиграмму в отсутствие реального объекта. Затем он должен держать в памяти высвеченную лексиграмму, когда перестает ее видеть, взять соответствующий предмет (рис. 5.24, б) и передать его тренеру, который сидит у экрана и видит лексиграмму только после вручения ему выбранного предмета, так что не может ничего "подсказать" обезьяне (рис. 5.24, в).

Оказалось, что оба шимпанзе правильно называли выбранный предмет практически в 100%, причем, когда Шерман однажды высветил лексиграмму отсутствующего в наборе предмета, то не взял ничего. Эти опыты позволили сделать важное заключение о языковых возможностях шимпанзе.

По мнению авторов, стремление Шермана и Остина к наименованию предметов по собственной инициативе, в том числе когда они их не видят, свидетельствует о том, что усвоенные ими знаки приобрели свойства символов и эквивалентны навыкам, описанным у детей. Они несомненно свидетельствуют о том, что языковые навыки обезьян при определенных условиях обучения могут обладать свойством перемещаемости. Еще более веские доказательства были получены в дальнейших работах С. Сэведж-Рамбо на карликовом шимпанзе Кэнзи (см.: 5.4.4.4).

Как мы уже упоминали, вопрос о наличии свойства перемещаемости в усвоенном шимпанзе языке особенно важен в связи с изучением мышления животных, поскольку употребление знака в отсутствие обозначаемого им предмета свидетельствует о формировании и хранении в мозге внутренних (мысленных) представлений об этом предмете.

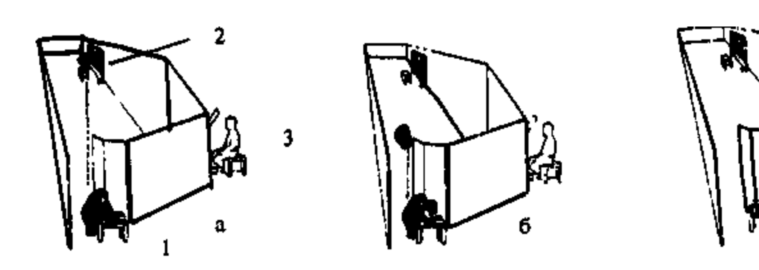


Рис. 5.24. Тест на символизацию при двойном слепом контроле. 1 — стол с предметом; 2 — клавиатура для выбора; 3 — экспериментатор, оценивающий результат выбора (*пояснения в тексте*)

Свойство **продуктивности** означает способность создавать и понимать бесконечное число сообщений, преобразуя исходный ограниченный запас символов в новые сообщения. Именно это свойство делает языки человека практически не ограниченными по своему объему и богатству. Вопрос о наличии этого свойства у языковых навыков шимпанзе был многократно проанализирован. О его наличии могла свидетельствовать способность комбинировать знаки для обозначения новых предметов: например, Уошо называла арбуз *"candy drink"* ("конфета – питье"), а впервые встреченного на прогулке лебедя – *"water bird"* ("вода – птица"). При достаточно большом запасе знаков шимпанзе начинали гибко использовать синонимы для обозначения одного и того же предмета в зависимости от контекста (чашка – пить, красный, стекло; подробнее см.: Линден, 1981. С. 104-110).

Приведенные данные, по-видимому, свидетельствуют, что усвоенная шимпанзе система знаков амслена в некоторой степени обладает свойством "продуктивности". Впоследствии анализу этого свойства языков-посредников специального внимания почти не уделялось. Что касается естественных языков животных, то до недавнего времени считалось, что у них это свойство практически отсутствует. В большинстве случаев это действительно так, однако ряд современных исследований показывает, что один компонент естественного языка шимпанзе – так называемые "долгие крики" – состоит из ограниченного числа базовых элементов, которые комбинируются по-разному в зависимости от ситуации и у разных животных и тем самым расширяют диапазон возможных сообщений (Mittani, 1992; Clark, Wrangham, 1993; Brandt, 1994; Hof-man, Fruth, 1994).

В.И. Марков (1993) на основе многолетнего анализа акустических сигналов дельфинов приходит к выводу, что они обладают коммуникативной системой открытого типа, которая также наделена свойством продуктивности, хотя вопрос этот, несомненно, требует дальнейших исследований.

Таким образом, в отличие от большинства естественных коммуникативных систем животных языки-посредники, которыми овладевали шимпанзе, обладают не только свойством семантичности, но и элементами свойств продуктивности и перемещаемости.

5.4.4.4. СИНТАКСИС ЯЗЫКОВ-ПОСРЕДНИКОВ. Уже на самых ранних этапах экспериментов выяснилось, что обезьяны комбинировали знаки не только для обозначения новых предметов. Оказалось, что они склонны спонтанно объединять 2–3 и более знаков в цепочки, напоминавшие предложения, которые произносят дети 1,5–2,5 лет. Огромная доля усилий Гарднеров, их коллег и последователей была направлена на анализ структуры создаваемых обезьянами "предложений". Анализ 158 фраз, "произнесенных" Уошо, показал, что в большинстве случаев порядок слов в них отвечает принятому в английском языке и отражает те же, что у детей, базисные семантические отношения типа:

субъект – действие, действие – объект, указательная частица – объект.

Иными словами, обезьяны прекрасно понимали и передавали информацию о направленности действия, о принадлежности предмета, о его местонахождении ("Роджер щекотать Люси", "дай мне, я дам тебе", "кошка кусать собака" или "собака кусать кошка" и т.п.). Таким образом, типичные для шимпанзе последовательности знаков обычно были основаны на улавливании связей между предметами и явлениями внешнего мира, отражали их эмпирические представления.

На основании этих данных было высказано предположение о том, что обезьяны овладевают элементами синтаксиса. Более того, ряд авторов истолковывает эти данные как подтверждение гипотезы американского лингвиста Ч. Хомски (Chomsky, 1980) о наличии неких врожденных "языковых структур", т.е. механизмов, которые предопределяют освоение языка человеком в процессе его онтогенеза. Эта гипотеза Хомски подвергалась широкой критике (см.: Панов, 1983), но в определенный период ее использование было продуктивным при анализе поведения обезьян в процессе освоения языка.

Вопрос о синтаксисе языка Уошо и других шимпанзе долгое время был предметом острых дискуссий. Позднейший анализ тех же видео- и кинозаписей показал, что первоначальные представления были слишком оптимистичными и не полностью подтверждались. Так, оказалось, что увеличение числа знаков в предложении чаще всего не прибавляет объема

передаваемой обезьяной информации, что многие из фраз остаются незаконченными, а часть из них – бессмысленными. Однако выяснилось, что в лингвистике и детской психологии не существовало критериев того, с какого момента, с какой стадии детский лепет можно считать речью. Это и понятно, поскольку не было такой проблемы: ведь у детей все равно раньше или позже этот лепет переходил в полноценную речь. Но для строгого сравнительного анализа речи ребенка и шимпанзе такие критерии были необходимы.

Одним из наиболее непримиримых противников гипотезы о том, что "язык" обезьян обладает синтаксисом, был и остается до настоящего времени американский исследователь Герберт Террес (Terrace et al., 1979). Он обучил шимпанзе Нима амслену по методике Гарднеров и проанализировал его высказывания, сравнив их с фразами Уошо. По убеждению Терреса, данный уровень экспериментов не позволяет утверждать, что шимпанзе действительно овладевают элементами синтаксиса, т.е. понимают смысл знаков и употребляют их в определенном порядке в соответствии с законами английской грамматики. По его мнению, в основе создаваемых обезьянами фраз лежит не истинное представление о грамматических структурах, а какой-то более простой и, вероятно, более универсальный механизм.

Таким механизмом, как считал Г. Террес, может быть, например, способность животных подражать экспериментатору: они запоминают продуцируемые им последовательности знаков и воспроизводят их в соответствующей ситуации. Он предположил, что запоминание длинных цепей знаков – это особый процесс, отличный от механического заучивания. В его основе, по-видимому, лежит улавливание их внутренней структуры (Terrace 1985; 1991). Этот процесс можно сравнить с запоминанием, например, телефонных номеров, когда цифры группируют парами или тройками.

Одно из наиболее весомых возражений Терреса состояло в том, что, по его мнению, обезьяны строили свои фразы просто в подражание воспитателям. Поскольку Гарднеры не регистрировали жестов экспериментаторов, они не могли удовлетворительно опровергнуть этот довод (или согласиться с ним). Они повторили работу с 4 новыми обезьянами (Gardner et al., 1989), однако не сделали попытки определить в ответ на критику, влияют ли адресованные обезьянам фразы тренеров на их жестикуляцию. В новой работе они еще раз показали, что и эти новые 4 шимпанзе прошли тесты двойного слепого контроля, подобные тем, которые проводили с Уошо. Эти тесты ясно свидетельствуют, что шимпанзе могут узнавать предметы и действия на фотографии, продуцируя соответствующие знаки в условиях, исключающих подсказку. Однако Тер-ресс никогда и не оспаривал весомости этих тестов: его критические замечания были направлены на то, что обезьяны вряд ли способны самостоятельно формировать семантически значимые и грамматические правильные предложения, не подражая своим тренерам. К сожалению, Гарднеры так и не дали убедительного ответа на этот вопрос. Веские доказательства того, что шимпанзе действительно могут усваивать общие принципы построения фраз и даже делать это самостоятельно, на основе понимания их смысла, а не просто подражая экспериментатору, были получены лишь в работах Сью Сэведж-Рамбо (Savage-Rumbaugh S.E. et al., 1993) в 90-е годы.

Выше упоминались работы (см.: 5.4.4.3), в которых шимпанзе Шерман и Остин обнаружили способность употреблять символы для обозначения отсутствующих предметов и в более широком контексте, чем обученные по другим методикам. В развитие этой работы Сэведж-Рамбо начала воспитывать детенышей карликового шимпанзе и детей в сходной речевой среде и сравнила их способности понимать устную речь. Особенность этого долгосрочного эксперимента состояла в том, что он был начат в раннем возрасте, когда двум карликовым шимпанзе (бонобо) и трем детям было по 10 месяцев. Все они с начала обучения находились в сходных условиях: постоянно слышали устную человеческую речь. Шимпанзе научились также общаться с человеком и друг с другом при помощи компьютера. При этом обезьян не тренировали непосредственно на выполнение словесных команд, а лишь создавали им "языковую среду".

Оказалось, что в возрасте 5 лет Канзи спонтанно начал понимать устную речь, и не только отдельные слова (что отмечали и раньше другие исследователи), но и целые фразы. Без специальной тренировки он правильно выполнял каждый раз новые команды и понимал

разницу между фразами "Унеси картошку за дверь" и "Иди за дверь, принеси, картошку".

Опыты убедительно свидетельствуют, что шимпанзе могут понимать и сложные синтаксические конструкции типа: "Если не хочешь яблока, положи его обратно". Подобные конструкции понимала и строила также шимпанзе Сара в опытах Д. Примэка (A. Premack, D. Premack, 1971, 1994). Однако она делала это только после долгой тренировки с каждой конкретной фразой, не понимая общего принципа, тогда как Кэнзи усваивал именно общий принцип и без дальнейшей дрессировки спонтанно мог давать собственные ответы на сотни вопросов. Кэнзи научился также общаться с человеком и другими обезьянами при помощи лексиграмм, наблюдая, как этому учили его приемную мать Матату (причем безуспешно). Свои собственные фразы он также составлял в соответствии с правилами, так что, например, лексиграмма, обозначающая его приемную мать, оказывалась то подлежащим, то дополнением ("Хватай Матату", "Матата кусает"). Вывод о том, что шимпанзе действительно улавливает синтаксический строй английской речи, был сделан на основе экзамена, который включал 660 вопросов, заданных устно и совершенно не повторяющихся. Оказалось, что, как и его двухлетняя коллега – девочка Аля, он безошибочно понимал все предложенные ему просьбы и вопросы (рис. 5.25).

Рис. 5.25. Понимание устной речи у шимпанзе (*рисунок Н. Рядчиковой*).
По команде "Сделай собаке укол" Кэнзи приносит плюшевого щенка, потом находит шприц, снимает с него колпачок и колет им собаку. В другой раз в ответ на просьбу "Пусть собака укусит змею" он находит среди прочих предметов игрушечную змею, открывает рот собаке и изображает укус

На основе этих опытов Сэведж-Рамбо сделала вывод, что язык Кэнзи достигает "протограмматического уровня, сравнимого по сложности с речевыми навыками двухлетнего ребенка". Еще один важный вывод работы состоит в том, что и для человека, и для шимпанзе критическим фактором, определяющим формирование способности понимать речь, является возраст, когда они начинают слышать речь, и условия, в которых они при этом находятся. Ведь шимпанзе, которых начали обучать не в 10 месяцев (как Кэнзи), а в 2–3 года, смогли усвоить гораздо более ограниченные навыки и не были способны понимать устную речь.

Эти сенсационные данные заставили авторов обратиться к исследованию мозга шимпанзе в поисках морфологических основ зачатков речи. С помощью разнообразных методов (гистология, сканирование, позитронно-эмиссионная томография) была обнаружена асимметрия височных структур, причем в левом полушарии область planum temporale оказалась более развитой, чем в правом. Выводы американских ученых представляются тем более убедительными, что еще в 30–60-е годы российские нейроморфологи Г. И. Поляков, С.М. Блинков, Е.П. Кононова, Ю.Н. Шевченко (см.: Фирсов, 1993) разрушили представление о том, что речевые зоны специфичны только для мозга человека. Они обнаружили многочисленные черты сходства речевых областей мозга человека и шимпанзе. В частности, еше в тот период было установлено, что в верхневисочной области шимпанзе имеется поле 37, ответственное у человека за понимание звуковой речи.

Коль скоро мозг шимпанзе наделен речевыми структурами и способен их активизировать в соответствующих условиях, можно предположить, что последний общий предок человека и шимпанзе тоже имел эти структуры. Тогда и непосредственные предшественники человека – австралопитеки и *Homo erectus* – тоже могли иметь зачатки языка (Savage-Rumbaugh et al., 1993).

5.4.4.5. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЕСТЕСТВЕННОГО ЯЗЫКА ШИМПАНЗЕ. Сколь ни убедительны были бы данные о способности шимпанзе к усвоению и пониманию синтаксиса языков-посредников, их значение несомненно возрастет, если в естественном поведении шимпанзе удастся обнаружить черты, соответствующие полученным в лаборатории. Для этого необходимо выяснить, например, используются ли в естественном языке шимпанзе специфические ряды звуковых элементов, которые меняют свой смысл в зависимости от того, в каком порядке эти элементы следуют друг за другом. Такой факт свидетельствовал бы, что они организованы в соответствии с неким "естественным синтаксисом". Исследования этого аспекта коммуникации приматов оказались достаточно плодотворными.

Показано, что разная комбинация одних и тех же элементов обеспечивает различия между криками самцов и самок у тамаринов. У гиббонов репертуар богаче и может быть дифференцирован более тонко. Так называемые "долгие крики" сигнализируют не только о присутствии обезьяны и ее местонахождении, но также о ее поле, ранге и "семейном положении" (Cowlishaw, 1992).

В репертуаре обоих видов шимпанзе (и обыкновенного, и карликового, или бонобо) также существуют "долгие крики". Они состоят из ограниченного числа базовых акустических элементов, которые комбинируются по-разному у разных животных (Clark, Wrangham, 1993; Mitani, Brandt, 1994; Hofman, Fruth, 1994).

Важную роль в общении приматов играют "дуэты" – координированные крики, когда обезьяны взаимодействуют, подстраиваясь под голоса друг друга. У гиббонов дуэты устойчивы и однообразны. Половые различия, похоже, генетически запрограммированы. В криках бонобо есть различия, но оба пола способны продуцировать звуки одной частоты, и когда они кричат по одиночке, их трудно различить (Hohmann, Fruth, 1994).

Митани и Брандт (Mitani, Brandt, 1994) наблюдали, что самцы шимпанзе пытаются подражать акустическим характеристикам криков обезьяны, с которой они кричат вместе. Отдельные самцы, как оказалось, кричат по-разному в зависимости от того, с какими партнерами взаимодействуют. Это приводит, с одной стороны, к индивидуальному разнообразию, но с другой – к унификации криков членов данной группы.

Индивидуальный репертуар каждого самца содержит много вариантов криков, которые усваиваются благодаря подражанию сородичам. Как считают авторы, это свойство отличает язык шимпанзе от обычных коммуникативных систем животных. На основе этих данных высказано предположение, что естественная коммуникативная система шимпанзе может рассматриваться как промежуточная между обычными для животных и языком человека. Для ее обозначения введен термин "минимальный язык" (или "протоя-зык"), имеющий в виду наличие в криках шимпанзе вариабельных элементов, которые по-разному группируются в разных ситуациях (элементарный синтаксис), и не только выражают сиюминутное состояние животного, но сигнализируют о самоопределении особи.

Сходное мнение о том, что у шимпанзе может иметься некий "первичный язык", высказывает Л.А. Фирсов (1993) на основе всестороннего изучения высшей нервной деятельности шимпанзе. Предполагается, что для возникновения этих особенностей коммуникации существенна сложная сеть социальных взаимодействий, характерная для сообществ шимпанзе, поскольку ни моногамные виды, ни виды, живущие в сообществах другого типа, не могут достичь подобного уровня.

Таким образом, есть данные о том, что естественный язык шимпанзе качественно отличен от коммуникативных систем других приматов. Эти данные также подтверждают уже упоминавшиеся нами представления Л.А. Орбели (1949) и О. Келера (КоеЫег, 1956) о наличии промежуточных, переходных уровней коммуникации, предшествовавших появлению речи человека. В сочетании с результатами обучения приматов языкам-посредникам, сконструированным на базе человеческой речи, на этом основании можно сделать вывод о столь значительных резервах коммуникативных, а также когнитивных возможностей животных, какие трудно было представить себе до начала 70-х годов.

5.4.5. ТЕОРЕТИКО-ИНФОРМАЦИОННЫЙ ПОДХОД К ИССЛЕДОВАНИЮ ЯЗЫКА ЖИВОТНЫХ

В завершение обзора проблемы языков животных рассмотрим еще один, принципиально иной подход к исследованию языка животных, основанный на идеях теории информации (Резникова, 1997; Резникова, Рябко, 1988, 1990, 1995а, б). Суть его в том, что в экспериментах испытуемым предлагал ось передать заранее известное экспериментатору количество информации. При этом измерялось затраченное испытуемым время, т.е. оценивалась скорость передачи информации. Авторы исходят из того, что кроме перечисленных выше свойств языка по Хоккету, таких как продуктивность, семан-тичность, перемещаемость, язык должен обладать еще одним свойством: размер сообщения должен быть пропорционален количеству информации в нем. Поясним это требование. После введенного К. Шенноном в конце 40-х годов строгого понятия "количество информации" были исследованы многие естественные языки человека, и во всех них длина сообщения оказалась пропорциональной количеству содержащейся в нем информации. Иными словами, на двух страницах книга можно разместить в два раза больше сведений, чем на одной.

Что же такое информация по Шеннону? В опыте "орел или решка" возможны два равновероятных исхода: подброшенная монета падает вверх либо гербом, либо цифрой. Если кто-нибудь сообщит нам результат такого опыта, он передаст 1 бит информации (бит – единица измерения информации). Вообще, если опыт имеет *п* равновероятных исходов, и нам сообщают его результат, то мы получаем log *In* битов информации. На рассмотренном понятии информации основаны современная теория и практика построения систем связи (основополагающая работа Шеннона так и называлась – "Математическая теория связи"). В дальнейшем выяснилось, что это же понятие играет фундаментальную роль в психологии, лингвистике и других областях. Благодаря этому систему коммуникации животных удалось проанализировать как средство передачи информации – конкретной, количественно измеримой величины. Объектом исследования служили муравьи. В 1899 г. немецкий зоолог Е. Васман предложил гипотезу так называемого антен-нального кода – своеобразного языка жестов, основанного на тонких движениях антенн (усиков). О том, как выглядит предполагаемый процесс обмена информацией у многих видов муравьев, образно написал Данте в "Божественной комедии":

"...Так муравьи, столкнувшись где-нибудь,
Потрутся рыльцами, чтобы дознаться,
Быть может, про добычу иль про путь...
Но только миг объятья дружбы длятся." '

Несмотря на большое число работ, в том числе основанных на методах макросъемки, существование у муравьев языка, подобного, например, языку танца у медоносных пчел, или вообще системы дистанционного наведения на добычу, оставалось недоказанным.

В описываемых ниже опытах муравьи могли получить пищу лишь в том случае, если они передавали друг другу заданное экспериментатором количество информации. Для этого муравьев помещали в специальный лабиринт, смонтированный из спичек и названный "бинарным деревом". В простейшем случае он имел одну развилку, в вершинах которой находились кормушки: одна пустая, другая – с сиропом. Чтобы другие муравьи могли найти корм, разведчики должны были сообщить им "иди налево" или "иди направо", т.е. передать 1 бит информации. Максимальное число развилок лабиринта в некоторых опытах доходило до 6, и только в вершине одной из них находилась кормушка с сиропом, остальные были пустыми. В таких опытах муравьи могли быстро отыскать корм, если получали сведения о последовательности поворотов типа *"ЛПЛППЛ" (налево, направо* и т.п.).

При 6 развилках в лабиринте им необходимо было передать 6 битов информации. Муравьи разных видов содержались в прозрачных гнездах из оргстекла на больших лабораторных аренах, и можно было наблюдать любые контакты между ними. Чтобы знать муравьев "в лицо", их метили индивидуальными цветными метками. Оказалось, что при решении сложных задач среди муравьев выделяются постоянные по составу рабочие группы, состоящие из одного разведчика и *А*–7 фуражиров. Разведчик, найдя пищу, подзывает к ней только свою группу фуражиров. В эксперименте муравьи получали пищу раз в 3 дня и только в лабиринте, т.е. их поиски стимулировались голодом. Лабиринт укрепляли в кювете с водой,

чтобы муравьи не могли двигаться по прямой, а в исходный пункт лабиринта попадали бы с арены по мостику. Муравьи, находящиеся в гнезде и на арене, не могли наблюдать за действиями разведчика в лабиринте. Чтобы исключить возможность использования пахучего следа, лабиринт заменяли идентичным в то время, когда разведчик находился в гнезде. Более того, все кормушки в нем были только пустыми (в случае правильного выбора муравьев срочно кормили), так что исключалась и ориентация муравьев по запаху сиропа. В каждом сеансе измерялась общая длительность контактов фуражиров с разведчиками, вернувшимися в гнездо после обнаружения пиши. При этом фуражиры были вынуждены действовать самостоятельно: разведчика изымали пинцетом и временно отсаживали в баночку.

Выяснилось, что по способности запоминать и передавать информацию разведчики различаются. "Бестолковые" разведчики не могут сообщить правильную информацию, поэтому направляемые ими группы фуражиров идут по неверному пути и, как правило, возвращаются в гнездо, не достигнув цели. Естественно, таких разведчиков из эксперимента исключали, а использовали в нескольких сеансах "перспективных" разведчиков и группы работающих с ними фуражиров. Такие разведчики не только сразу запоминали дорогу, но и сравнительно легко переучивались, когда в ходе сеанса менялось направление пути к приманке, т.е. если ее переставляли на вершину другой ветки того же бинарного дерева. Разведчиков, отобранных в первых, более простых опытах, в дальнейшем просто сажали на вершины с приманкой. Прежде чем мобилизовать свою группу, разведчик совершал один–два, а иногда и больше рейсов от приманки до гнезда, запоминая путь. Наблюдая за его возбужденными действиями и получая от него пищу, группа постепенно подтягивалась к выходу.

В экспериментах фиксировали длительность контакта разведчика и фуражиров с помощью секундомера. Началом антеннального контакта разведчика с фуражирами считалось его прикосновение к первому муравью, а окончанием – выход из гнезда первых трех фуражиров. После такого контакта фуражиры компактной группой безошибочно направлялись к приманке и находили ее менее чем за минуту. Случалось, что тот или иной муравей уклонялся на ложный путь, но довольно быстро возвращался к своей группе. В контрольных опытах фуражиры, а также опытные разведчики, допущенные в лабиринт, но не знакомые с координатами кормушки, не находили ее за отведенные им 15 мин. Это позволяет исключить действие каких-либо иных способов ориентации, кроме использования сведений, сообщенных разведчиком.

В опытах с бинарным деревом количество информации (в битах), необходимое для выбора правильного пути в лабиринте, равно числу развилок. Оказалось, что у трех видов муравьев с групповой организацией доставки пищи зависимость между временем контакта разведчика с фуражирами и количеством передаваемой информации (числом развилок) близка к линейной и описывается уравнением *t = ai + Ь,* где / – время контакта, *а* – коэффициент пропорциональности, равный скорости передачи информации (число битов в минуту). Постоянная *Ь* была введена нами потому, что муравьи могут передавать информацию, не имеющую прямого отношения к поставленной задаче, например, просто сигнализировать: "есть пища". Отметим сразу, что скорость передачи информации у муравьев, по крайней мере, на порядок ниже, чем у человека: около 1 бит в минуту.

Одной из важнейших характеристик языка и интеллекта его носителей следует считать способность быстро подмечать закономерности и использовать их для кодирования, т.е. "сжатия" информации. В таких случаях оказывается, что размер сообщения о некотором объекте или явлении должен быть тем меньше, чем они проще, т.е. чем больше в них закономерностей. Известно, например, что человеку легче запомнить и передать информацию о последовательности поворотов на пути к цели *"ЛПЛПЛПЛПЛПЛПЛП"* (налево-направо, и так 7 раз), чем о более короткой, но неупорядоченной последовательности *"ПЛЛППЛЛП"*. Оказалось, что язык муравьев и их интеллект позволяют им использовать простые закономерности "текста" для его сжатия (здесь "текст" – последовательность поворотов на пути к кормушке).

Примечательно, что муравьи начинают "сжимать" информацию только при достаточно больших "текстах", т.е. начиная с 4–5 развилок. Время, затраченное разведчиками на передачу

информации о "закономерных" последовательностях поворотов, было значительно меньше затраченного на передачу "случайного" текста. Например, чтобы передать последовательность *"ЛЛЛЛЛЛ",* им требовалось вдвое меньше времени, чем для передачи последовательности *"ПЛПППЛ".* В общем случае время передачи сведений росло по мере усложнения "текста", т.е. наличия случайности, неупорядоченности в последовательностях поворотов на пути к кормушке.

Итак, выяснилось, что муравьи способны передавать друг другу довольно много различных сообщений, а время передачи сообщения пропорционально количеству информации в нем. Более того, они способны подмечать закономерности в передаваемой информации и использовать их для "сжатия" сообщения.

Последующие опыты были построены по тому же принципу, но с несколько измененной методикой. Экспериментальная установка напоминала длинную гребенку, размещенную в разных вариантах вертикально, горизонтально или замкнутой в круг, и муравьи должны были передавать сведения о номере планочки с приманкой. Эти опыты выявили у муравьев даже некую систему счисления, сходную с архаичными системами счисления у человека, когда информация о числе передавалась по типу "палец, палец, палец..." (подробно см.: Рябко, Резникова, 1997). Видимо, такая коммуникативная система по своим свойствам превосходит языки большинства животных. Заметим только, что среди огромного числа видов муравьев (их около 6 тысяч) подавляющее большинство не пользуется передачей столь сложной информации. У многих видов в естественных условиях семью снабжают одиночные фуражиры: небольшая часть семьи ведет активный поиск добычи на кормовом участке, справляясь со всеми задачами в одиночку или взаимодействуя через подражание. Другая, довольно большая группа видов использует другой способ. Немногочисленные разведчики мобилизуют на поиск пищи массу пассивных фуражиров с помощью запаховой сигнализации пахучего следа.

Для обеих групп видов размер кормового участка ограничен дальностью рейсов или невозможностью проложить пахучий след на большом расстоянии. Эти факторы накладывают ограничения на численность семьи: как правило, у таких видов она насчитывает от сотен до нескольких тысяч особей. В описываемых опытах представители упомянутых групп видов не использовали столь сложный способ обмена информацией.

Лишь немногие виды муравьев достигли высшего уровня социальной организации (описанного как "колонии" и "федерации", см.. 5.6.3) и максимально возможного для этой группы, когда они практически не имеют врагов, широко распространены и обладают огромной численностью и биомассой.

Только у представителей этих видов обнаружены описанные в данном разделе наиболее сложные формы коммуникации (Резникова, 1997). В заключение этого раздела отметим, что теоретико-информационный подход к исследованию языка животных можно использовать для анализа коммуникации не только муравьев, но и других общественных животных – термитов, дельфинов, обезьян.

При этом, разумеется, техника экспериментов должна быть изменена с учетом особенностей поведения и размеров объектов исследования.

5.5.

Примеры организации сообществ у животных разных видов

Свойственный каждому виду характер общественного поведения можно рассматривать как некий условный эталон, поскольку целый ряд факторов может вызвать значительные отклонения от него. Ввиду этого исследователи не оставляют попыток создать новые, более совершенные способы классификации сообществ по сравнению с рассмотренной выше общей схемой (подразделение сообществ по признаку "знание" или "незнание" особями друг друга).

В разделе 5.2 упоминалось о признаках, которые важны для классификации типов сообществ. Эту общую типологическую схему социальных систем разработал Е.Н. Панов (1983). Предлагаемая им классификация социальных систем у животных учитывает индивидуальное распознавание, выраженность территориального поведения, устойчивость группировок и т.д. Экологические факторы, влияющие на организацию сообществ, лучше всего исследованы у млекопитающих, однако выделить те из них, которые определяют величину

группы и характер внутригрупповых взаимоотношений, оказалось далеко не просто. На первый план выступают два фактора, распределение пищевых ресурсов и давление со стороны хищников. Ниже приводятся краткие сведения об организации сообществ у некоторых видов, причем предпочтение отдается тем из них, которые наиболее подробно рассматриваются в связи с проблемами обучения, рассудочной деятельности или генетики поведения. Изложение ограничивается представителями отрядов грызунов, хищных приматов (позвоночные) и общественными насекомыми (беспозвоночные).

5.5.1. ГРЫЗУНЫ

Группировки грызунов, достаточно разнообразные по своей структуре, могут в то же время служить примером ее пластичности. У грызунов разных видов структура сообщества тесно связана с экологической специализацией данного вида и/или популяции (см.-Шилов, 1977).

В целом можно сказать, что грызуны дают примеры всевозможных вариантов социальной организации от строгой обязательной территориальности (как у некоторых видов полевок) до больших колоний с более мелкими индивидуализированными группами и сложной системой акустической сигнализации (луговые собачки, сурки, пищухи). У голых землекопов *(Heterocephalus glaber,* подробнее см.: ниже) сообщество устроено по типу, сходному с эусоциальными сообществами общественных насекомых.

Серые крысы. Исследования иерархической организации и структуры сообществ серых крыс были предприняты еще в 50–60-е годы ввиду большой практической важности информации о биологии этого вида. Классическая работа Дж. Колхауна (Calhoun, 1962), проводившаяся в течение нескольких лет, содержала протоколы наблюдений за большой колонией крыс-пасюков, поселенных в очень большую вольеру.

Наблюдения показали, что колония пасюков – анонимное сообщество закрытого типа. Для нее характерно жесткое доминирование наиболее сильных самцов, вокруг которых группировались самки. Другие, более низкоранговые животные занимали менее удобные места, а самки, которые держались около них, приносили значительно меньшее количество детенышей.

Среда обитания серой крысы резко отличается от экологических условий, в которых живут другие виды грызунов. Этот факт необходимо учитывать при сопоставлении данных о социальном поведении серой крысы и грызунов других видов. Важно также отметить, что лабораторная белая крыса – альбиносная форма *Rattus norvegicus* – является наиболее популярным объектом при исследовании физиологии поведения (см. рис. 1.1).

Работа Колхауна показала, что дикий родич лабораторной крысы обладает сложной системой врожденных реакций, позволяющей этим животным существовать в больших, пространственно разобщенных группах.

Знание биологии поведения этого вида в естественных условиях должно непременно учитываться при изучении поведения крыс в лаборатории. В работе Колхауна было показано, что даже при избытке пищевых ресурсов возрастание плотности популяции сопровождается снижением рождаемости.

Этот феномен обеспечивается целым рядом нейрогуморальных механизмов. Воздействие плотности популяции на состояние репродуктивной сферы у мышевидных грызунов было в дальнейшем изучено в работах Кристиана и Дэвиса, проведенных в 60–70-е годы, в дальнейшем эти данные многократно подтверждались другими исследователями.

Домовые мыши. Общественное поведение этих животных было блестяще описано в книге П. Кроукрофта "Артур, Билл и другие, ...или Все о мышах" (1972). Отличительной чертой сообщества домовой мыши является формирование большой семейной группировки, или "дема", члены которой держатся изолированно от других, ей подобных, и в пределах которой обычно производят потом ство один или несколько доминантных самцов, а молодые самцы вытесняются и мигрируют в другие места. Установление иерархических отношений в искусственных группах самцов, исследования обонятельных сигналов, которые служат ключевыми раздражителями для запуска агрессивных реакций доминанта, и многие другие вопросы, связанные с видоспецифическим поведением домовой мыши, были исследованы на

лабораторных инбредных линиях (Новиков, 1988; Maxson, 1992) и частично будут рассмотрены в главе 8.

Песчанки. Общественное поведение полуденной *(Meriones meridi-anus),* монгольской *(M. unguiculatus),* краснохвостой *(M.libycus)* и др. песчанок было исследовано в работах М.Б. Гольцмана с соавт. (1994).

Особенности организации сообществ у этих животных были проанализированы на нескольких уровнях: в полевых условиях, когда проводили наблюдение за жизнью колоний диких зверьков, в "макронаблюдениях" за искусственной популяцией животных в лаборатории, когда можно было детально проследить за динамикой иерархических отношений в семейных группах, и в детальных "микронаблюдениях" за особенностями микрокинематики ритуальных видо-специфических ФКД.

В естественных условиях жизни для монгольских песчанок характерен достаточно высокий уровень "общительности" и стремления вступать в контакты. Группировки особей (семейные группы) у этого вида сохраняются даже после переселения их на соседние участки. Социальные контакты особей этого вида весьма сложны и многообразны и характеризуется наличием четких поведенческих ролей (см. также: 5.3.7). Они отличаются абсолютным характером доминирования, а в лабораторных условиях – рождением детенышей только одной самкой при наличии нескольких самок в группе. В эксперименте (в условиях вольерного содержания) их характеризуют четкость и разнообразие поз и движений при агрессивных контактах, что сочетается с высокой стереотипностью поведения при взаимодействиях особей.

Краснохвостые песчанки в природных условиях избегают контактов друг с другом; контакты эти короче по времени и примитивнее по структуре, чем у полуденных песчанок. Группировки их менее прочны, а структура групп изменчива и сильно зависит от внешних факторов. В условиях лаборатории проявляется высокий уровень их агрессивности и социальной напряженности в группе. Однако эта особенность поведения у них сочетается со значительно меньшей стереотипностью выполнения движений при контактах, в частности сигнализирующих угрозу. У полуденных песчанок, в отличие от них, отсутствуют прочные социальные связи, в естественных условиях животные занимают индивидуальные участки. Их поведение в лаборатории высоколабильно и характеризуется отсутствием стереотипных ФКД. Агрессивные контакты этого вида очень интенсивны, но характерной чертой является незначительное влияние конфликта на поведение партнера.

Детальное исследование снятых в эксперименте на видеопленку эпизодов агрессивных контактов песчанок разных видов позволило выявить межвидовые особенности в организации видоспецифичес-ких движений, которые были незаметны при обычном визуальном анализе и которые могут служить примером анализа поведения близкородственных видов.

Разнообразие способов организации сообществ песчанок, которые мы рассмотрели выше, а также анализ социального поведения ряда других видов животных привели М.Е. Гольцмана (1983) к ревизии концепции доминирования с учетом сложных социальных ролей животных.

Голые землекопы *(Heterocephalus glaber)* – это восточноафрикан-ские грызуны, которые роют многокилометровые сети подземных ходов в очень твердой почве. Эти животные (рис. 5.26) близки к грызунам подотряда Hystricomorpha, включающего также морских свинок и дикобразов. В 1981 г. Дж. Джарвис обнаружила, что они, подобно многим видам муравьев, живут колониями с единственной плодовитой самкой. Сходство с муравьями усиливается тем, что запутанная система туннелей и гнездовых камер колонии создается на основе совместной деятельности ее членов.

При рытье нор зверьки выстраиваются "конвейером", в котором переднее животное выполняет роль "проходчика", а далее следуют "откатчики" и "переносчики почвы". Они прорывают эти длинные туннели наугад, в разных направлениях, обеспечивая тем самым отыскание пищи – сочных клубней многолетних растений.

Колонии голых землекопов насчитывают до 250 животных, у других видов млекопитающих такие крупные, сложно интегрированные группировки не известны.

Рис. 5.26. Голые землекопы

Наблюдения в лаборатории позволили выявить еще одну удивительную черту этих животных, которую до сих пор наблюдали только у общественных насекомых. Феномен заключается в том, что специализация зверьков меняется в зависимости от возраста и размеров. Молодые животные (в возрасте 2–3 месяцев), специализируются на "обслуживающих" операциях. Позднее эти же зверьки становятся фуражирами, а затем, вырастая, могут быть "охранниками", выполнять работу по выбрасыванию

грунта или даже начать размножаться. Самый удивительный аспект жизни голых землекопов – особенности их размножения. Как и у многих видов общественных перепончатокрылых, у большинства самок этих грызунов репродуктивные функции подавлены, однако в отличие от насекомых самки грызунов не стерильны.

Если матка погибает, ее место занимает одна из рабочих самок. Когда самка-работница преобразуется в производительницу, у нее меняются и поведение, и внешний вид. Тело вытягивается за счет удлинения позвонков. Став маткой, такая самка приобретает способность подавлять половую активность других самок, а сама может приносить до 5 пометов в год, многократно спариваясь с разными самцами. Матка может также заставить "лентяев" работать, причем тем более активно, чем меньше зверьков действительно работает в данный момент (Reeve, 1992).

Этот тип организации сообществ (эусоциальность) ранее был описан только у общественных насекомых (см.: 5.6.2 и 5.7). Таким образом, даже у сравнительно примитивных млекопитающих – представителей отряда грызунов – типы социальной организации достаточно разнообразны.

5.5.2. ХИЩНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Подобно представителям многих других таксономических групп для разных видов хищных характерен широкий спектр типов организации сообществ как по сложности состава, так и по характеру взаимоотношений входящих в них особей. Среди них можно выделить таксоны с более консервативным типом социальной структуры (например, куницы и кошки) и таксоны с тенденцией к широкой радиации социальных систем (например, псовые). Рассмотрим особенности общественного поведения некоторых из них.

Бурый медведь – один из наиболее крупных хищников, особенности экологии и поведения которого позволяют ему успешно су-щестовать даже на территориях, интенсивно осваиваемых человеком. В естественных условиях обитания бурый медведь – одиночно живущий зверь.

Внутривидовые отношения этого вида сводятся к кратковременному (несколько дней) контакту самца с самкой в брачный период. Кроме того, у медведя существует так называемая семейная группа, которая состоит из медведицы и двух–трех детенышей, родившихся зимой. Особенности поведения молодых и взрослых бурых медведей в течение более 20 лет исследовал В.С. Пажетнов (1985, 1991). Многолетние наблюдения позволили этому ученому описать закономерности формирования пищевого, исследовательского и оборонительного поведения у медвежат первого года жизни и использовать эти знания для разработки нового (приоритетного) метода восстановления численности этого вида. Межвежата-сиро-ты поступают к В.С. Пажетнову, как правило, совершенно беспомощными, зимой, в период, когда проходит традиционная охота "на берлоге".

Убивая медведицу, охотники, как правило, забирают медвежат и выращивают их дома. Судьба таких животных предрешена: они не боятся человека, делаются "ручными" и в течение нескольких месяцев радуют своих владельцев. Постепенно звери становятся опасными, и их либо передают в зоопарки и цирки, либо убивают. Работа Пажетнова показала принципиальную и практическую возможность вырастить таких межвежат "в боязни перед человеком", что позволяет успешно выпускать их в дикую природу: у них сохраняется устойчивая реакция избегания человека и следов его жизнедеятельности. После начального периода выкармливания медвежат из соски, начиная с возраста 2,5–3 месяца медвежат оставляют одних в изолированном от шума помещении, приносят им корм один раз в сутки. Человек, с которым медвежата контактируют наиболее часто, воспринимается ими в роли матери: они следуют за ним по пятам с первых дней самостоятельного передвижения по лесу. Это так называемая

реакция следования, формирование которой, видимо, происходит по типу запечатления (см.: 7.1). Медвежата неотступно следуют за человеком в течение многокилометровых экскурсий по лесу, длящихся иногда несколько дней. По мнению В.С. Пажетнова, такая реакция следования обеспечивает устойчивость семейной группы бурого медведя.

Наблюдения за формированием пищевого поведения позволили уточнить список видов растений, наиболее часто используемых детенышами, а также установить преобладащие источники основных пищевых ингредиентов. К концу июня пищевые навыки молодых меджвежат уже сформированы, и наступает фаза формирования оборонительного поведения. Это выражается в появлении сильного испуга в ответ на все новые раздражители. До этого медвежата также могли пугаться каких-либо предметов или ситуаций, но реакция испуга бывала кратковременной.

Начиная с конца июня, т.е. с возраста примерно 4,5–5 месяцев, реакция страха делается интенсивной и устойчивой. В ноябре, после накопления жира такие медвежата готовятся к зимнему сну, и Пажетнову удалось увидеть последовательные фазы такой подготовки, начиная с выбора места для берлоги. Ни предшествующего опыта строительства, ни примера для подражания у этих животных не было. Записанные на видеопленку действия медведей поражают четкостью и целесообразностью. В ходе строительства медвежата-сеголетки иногда по каким-то причинам бросают начатую берлогу и переходят в новое место. На основании многолетних наблюдений автор приходит к выводу, что для выполнения такого сложного действия, как строительство берлоги, "жизненного опыта" не требуется.

У перезимовавших медвежат сохраняется реакция избегания людей, и по поведению они практически не отличаются от диких сородичей. Удалось установить размеры территории, которыми "владеют" самцы и самки медведей разных возрастных категорий, и определить влияние антропогенного фактора на численность популяций. На основе этих наблюдений разработаны и успешно применяются методы воспитания медвежат-сирот и возвращения их в природу. Первый опыт выращивания медвежат-сирот описан в популярной книге Пажетнова "Мои друзья-медведи"(1985), а научное описание работы с ними и результаты наблюдений он обобщил в монографии "Бурый медведь" (1991).

Волк. Поведение волков, которые относятся к другому семейству отряда хищных (псовые), исследовалось как в природных условиях, с использованием традиционных методов тропления и визуального наблюдения (Бибиков, 1985), так и у прирученных (Бадридзе, 1987) и полуприрученных особей (Крайслер, 1966). Волки живут семейными группами в период размножения и выращивания молодняка и объединяются в стаи в осенне-зимний сезон. Стая волков – это закрытое индивидуализированное сообщество, оно характеризуется наличием четкой иерархической структуры, которая поддерживается с помощью разнообразных агрессивных контактов. Члены стаи умеют четко согласовывать свое поведение в таких сложных коллективных действиях, как, например, охота на лося.

Гиеновые собаки. Примером стабильного закрытого индивидуализированного сообщества хищных млекопитающих, основанного на устойчивых дружеских связях между его членами, могут служить гиеновые собаки *(Lycaon pictus),* очерк поведения которых дали Дж. и Г. Лавик-Гудолл в книге "Невинные убийцы" (1977; см. также: Крушинский, 1986. С. 184–185). Стая, насчитывающая до 40 животных, ведет кочевой образ жизни в пределах большого участка (до 4000 кв. км). Роль лидера в ней может принадлежать животным обоих полов, однако чаще это бывают самки. В период размножения щенится обычно только самка с наиболее высоким иерархическим статусом. Пары, включающие самок более низкого ранга, временно покидают группу. Первые три недели после родов, когда самка остается со своими щенками, члены группы коллективно охотятся и регулярно кормят ее и детенышей. Кооперация и взаимная социальная терпимость могут сочетаться в стае с коллективным деспотизмом, при котором, однако, низкоранговые особи не выселяются за пределы группы.

Сообщества гиеновых собак организованы по-другому, чем сообщества волков. Проявления агрессии играют относительно небольшую роль в регуляции внутригрупповых отношений. Драки крайне редки, основную роль играют ритуализованные действия. При встрече двух стай происходят агрессивные столкновения, которые препятствуют их

смешиванию. Тем не менее, ведущую роль в организации стай играет общественный инстинкт, который выражается в совместной охоте, выкармливании потомства и т.д.

5.5.3. ПРИМАТЫ

Низшие приматы. Сообщества низших приматов имеют разнообразную структуру. Среди них можно найти виды, которые живут относительно небольшими семейными группами, а также виды, сообщества которых напоминают сообщества псовых. В 60–70-е годы этими вопросами занимались многие исследователи.

Полевые наблюдения за общественными отношениями в группах этих приматов легли в основу современных представлений об общественном поведении животных. Работы Дж. Крука (Crook, 1970a, б; 1977), И. Де Воре (De Vote, 1965 а, б) и др. выявили многообразие, видоспецифичность, а также определенный уровень лабильности группировок низших обезьян (см. также: Хайнд, 1975; Мен-нинг, 1982). Выше говорилось о многих особенностях их общественного поведения.

Так, рис. 5.13 (см. с. 109) показывает структуру стаи павианов при пересечении ими открытого пространства. Низшие приматы образуют, как правило, индивидуализированные сообщества закрытого типа, в которых его членам обеспечена безопасность от внешних вмешательств. В этих сообществах поддерживается система ранговой иерархии, которая, однако, не исчерпывает всей сложности их взаимоотношений. Благодаря высокому уровню рассудочной деятельности они способны реагировать не только на сигналы угрозы и подчинения, но улавливают и более тонкие особенности взаимоотношений между членами группы. Отмечены случаи, когда обезьяны используют безусловное "табу" на действия, которые могут причинить вред детенышам, для предотвращения или решения конфликтов. На рис. 5.14 (см. с. НО) показано, как молодой самец берберийского макака демонстрирует высокоранговому самцу свой тесный контакт с детенышем, чтобы добиться его благосклонности (см.: Меннинг, 1982). У многих видов развита взаимопомощь (кооперация) в разных сферах деятельности.

Классическое описание социальной структуры сообщества павиа-нов-гелад и ее динамических изменений можно найти в статье английского этолога Дж. Крука (1977), подробно они изложены в книге Л.В. Крушинского (1986. С. 199–204). Особенно важно, что Дж. Крук одним из первых обратил внимание на огромную роль в общественных отношениях обезьян не только конкуренции, но и взаимопомощи, сотрудничества. Он выделил две формы взаимопомощи. Первая – "содействие" (cooperation), т.е. такое поведение группы животных, которое направлено на выполнение определенного преднамеренного действия, имеющего общую выгоду (например, удовлетворение эмоциональных потребностей или получение "награды" для всех членов сообщества). Другая форма взаимодействия – "сотрудничество" (collaboration) – разделение между членами сообщества отдельных фрагментов выполняемых действий. Обе формы взаимоотношений удается наблюдать у птиц и некоторых видов млекопитающих при создании ими пищевых запасов на зиму, защите обитаемой территории, взаимной защите от хищников, совместной охоте, заботе о потомстве и т.д. У обезьян взаимодействие выражено наиболее ярко.

Сотрудничество у мартышковых обезьян проявляется, например, при заботе о новорожденных детенышах, которую берет на себя не только мать, но и одна из дружественных матери бездетных самок. По-видимому, в естественных условиях жизни забота бездетных самок о детенышах как при жизни, так и в случае смерти матери имеет большое биологическое значение. У некоторых видов мартышковых обезьян (например, макак) популяция разбивается на несколько групп, которые можно назвать "кастами". Есть основания считать, что "подруги" матерей, берущие на себя заботу о сироте в случае смерти самки, – это ее "близкие родственники". Помогая матери или беря на себя заботу о детенышах в случае ее гибели, они способствуют сохранению генотипа своей "касты". Такая форма "альтруистического" поведения развилась, несомненно, в результате группового отбора, на возможность которого указывал Ч. Дарвин. Те касты родственных животных, которые несли в своем генотипе предпосылки для выполнения описываемой формы "альтруистического" поведения, имели шансы вырастить большее число детенышей, чем касты, не обладавшие подобным генотипом.

Поэтому селекция на альтруизм закрепляет определенные нормы поведения в группе родственных обезьян, обеспечивая сохранение присущего ей генотипа. В ряде случаев подобную заботу о потомстве могут проявлять и самцы.

Самцы диких японских макаков *(Macaca fuscatd)* ухаживают за детенышами, защищают их от других обезьян и всевозможных врагов. Покровительство детенышам оказывают в основном самцы, находящиеся на среднем уровне иерархических отношений. Предполагается, что те обезьяны, которые ухаживают за детенышами доминантных особей, повышают свое положение на иерархической лестнице.

Как отмечает Л.В. Крушинский, обнаруженные этими исследователями факты привлекли внимание к сложности отношений, устанавливающихся между членами колоний мартышковых обезьян. Во всяком случае, они гораздо сложнее, чем иерархические отношения, складывающиеся на основе агрессии в группах других животных. Они определяются не только способностью к бою, но и способностью найти поддержку со стороны других самцов. На этом основании было сформулировано понятие "роли", которое базируется на динамике многообразных взаимоотношений в сообществах животных (см. также: 5.3.7). В каждой группе животных отдельные особи реагируют специфически на других членов этого сообщества, например на самцов, самок, доминантных, подчиненных им особей и т.д. Совокупность социальных контактов каждого животного определяет его "роль" в сообществе. Таким образом, в сообществе мар-тышковых обезьян взаимопомощь следует рассматривать как существенный фактор, обеспечивающий выживание родственных особей и достижение ими определенного положения в иерархической структуре.

Л.В. Крушинский высказал предположение, что в динамике сложных взаимоотношений в сообществах мартышковых обезьян их высокоразвитая элементарная рассудочная деятельность должна играть существенную, а, возможно, и ведущую роль. Это представление получило подтверждение и развитие в работах Гудолл (1992) на шимпанзе.

Шимпанзе. Выше неоднократно приводилось описание отдельных сторон социального поведения шимпанзе. Из всех видов млекопитающих они характеризуются наиболее удивительной социальной структурой. Их сообщества, состоящие из 50 или более членов, занимают территорию, с которой изгоняются все другие самцы шимпанзе.

В разделе 5.2.4 при описании особенностей индивидуализированных сообществ рассматривалась специфика тех социальных контактов, с помощью которых поддерживается сложная структура сообществ шимпанзе и других человекообразных обезьян. Эти и многие другие, практически исчерпывающие сведения о структуре сообществ шимпанзе, были получены Дж. Гудолл благодаря непрерывному наблюдению за популяцией этих обезьян в Танзании, которые проводились под ее руководством в течение нескольких десятилетий. Они подробно изложены и обобщены в монографии "Шимпанзе в природе: поведение" (1992), которая освещает практически все стороны поведения этих животных: демографические особенности, использование территории и связанные с этим реакции, питание, охоту, манипуляционное и половое поведение, отношения с обезьянами других видов (главным образом с павианами), биографии отдельных его членов.

Социальному поведению посвящена значительная часть этой книги. Гудолл рассматривает природу сообществ шимпанзе и подробно анализирует его уникальные признаки. Один из таких признаков – характерная для шимпанзе вариабельность социальных контактов. Шимпанзе держатся группами, хотя известно, что они неплохо существуют в одиночку. Более того, одиночки и малые группы (до 3–4 особей) при поиске пищи нередко оказываются в более выгодном положении. Тем не менее, как было установлено, самцы специальными звуковыми сигналами ("уханием") оповещают членов сообщества о найденной пище и привлекают их к плодовым деревьям. Подобную кооперацию самцов шимпанзе некоторые авторы объясняют с точки зрения концепции "отбора родичей" (см.: 6.5.1).

5.6.

Социальное поведение беспозвоночных

В предыдущих разделах было показано, что у представителей разных таксономических групп позвоночных социальные структуры имеют принципиальное сходство. Это послужило

основой для формирования представления об изоморфизме типов сообществ (см.: 5.7). Как известно, строение нервной системы у беспозвоночных и позвоночных принципиально различно. Поэтому вопрос о типах социальных структур у беспозвоночных приобретает особый интерес. Рассмотрим, насколько принцип изоморфизма распространяется на сообщества беспозвоночных.

5.6.7. ТИПЫ СООБЩЕСТВ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Наряду с многочисленными одиночными видами, среди беспозвоночных обнаружены и виды, объединяющиеся в сообщества разных типов.

Многие виды беспозвоночных образуют скопления, или агрегации (объединения), под влиянием тех или иных факторов среды. Это, например, скопления планктонных рачков в местах, богатых пищей, или миграционные скопления стадных саранчовых.

Такие группы сообществами не являются, в них отсутствует упорядоченная структура, однако особи в них реагируют на присутствие друг друга – это так называемый эффект группы. У рачков он выражен слабо и проявляется в увеличении скорости питания в зависимости от размера группы. В то же время у перелетной саранчи, как это было впервые установлено в 1926 г. Б.П. Уваровым, происходят глубокие физиологические изменения. Зеленые саранчуки, находясь в группе, изменяют цвет и превращаются в черно-красных, изменяется и форма их тела: они становятся "горбатыми". Коренным образом меняется поведение: у них явно выражено стремление к объединению в огромные стаи и миграции. В этом примере видна некоторая условность приведенной выше (см.: 5.2.2) классификации сообществ, поскольку такие стаи, помимо черт, характерных для агрегаций, обладают рядом признаков анонимных сообществ открытого типа.

Индивидуализированные сообщества, в которых особи узнают друг друга и отличают от посторонних, образуют не только общественные насекомые, но и другие членистоногие. Например, у пустынных мокриц подбор пар осуществляется путем длительных конфликтов, однако затем пары сохраняются, и насекомые строят свои норки вдвоем, охраняя и опознавая появившееся потомство.

Отличительной чертой социального поведения насекомых некоторых видов (их называют общественными) является наличие у них "эусоциальности" (т.е. истинной социальности). Этим термином обозначают наиболее сложную форму общественной организации, которая, как считалось до недавнего времени, характерна только для насекомых.

У таких видов социальная организация удовлетворяет следующим критериям.

Во-первых, в группе существует так называемая репродуктивная дифференциация, или разделение репродуктивных функций: одни особи размножаются, а другие – рабочие особи (их, как правило, большинство) – бесплодны и выкармливают потомство плодовитых особей. У муравьев, например, все население муравейника, кроме скрытых в глубине самок ("цариц") и появляющихся раз или дважды в год мелких крылатых самцов, представляет собой бесплодных рабочих самок. Часть из них приносит корм (фуражиры), часть поддерживает в муравейнике чистоту, кормит личинок, охраняет и т.д. (подробнее см. далее).

Во-вторых, между членами группы наблюдается кооперация, т.е. совместное добывание пищи, выкармливание потомства, строительство, зашита гнезда и т.п.

В-третьих, особи не менее двух последовательных поколений – материнского и дочернего – живут вместе на тех стадиях жизненного цикла, когда они выполняют функцию "рабочих".

Сходным образом организованы сообщества других общественных перепончатокрылых (ос, пчел, шмелей), а также термитов. Кроме того, эусоциальность обнаружена у ряда японских тлей и у одного вида австралийских жуков. В начале 80-х годов аналогичная система была открыта у позвоночных – у так называемых "голых землекопов" (см.: 5.5.1).

В большинстве случаев узнавание беспозвоночными друг друга аналогично узнаванию членов своей колонии у грызунов, где ключевую роль играет специфический запах колонии и/или особи. В то же время установлено, что общественные насекомые, например муравьи многих видов, не просто опознают членов своей семьи по принципу "свой–чужой", но действуют на своем кормовом участке в составе небольших групп, знакомых друг с другом непосредственно (см.: 5.6.4).

5.6.2. СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЭУСОЦИАЛЬН ОСТИ

Появление в эволюции насекомых эусоциальности заставляло ученых искать промежуточные формы организации поведения в группах, т.е. такие формы, которые еще нельзя назвать сообществами, но которые уже отличаются от одиночного образа жизни и от агрегаций. Как следует из сравнительных исследований, эволюция эусоциальности, по-видимому, причинно связана с репродуктивной стратегией вида (см.: 6.5.1). Еще в 20-е годы исследователи смогли выделить 7 этапов развития материнского поведения, которое охватывает все уровни социальных структур в пределах класса насекомых. Эта последовательность, по всей видимости, описывает практически все типы общественных структур насекомых:

1) самка беспорядочно рассеивает яйца (например, поденки, неко торые жуки);
2) самка откладывает яйца вблизи источника пищи или непосредст венно на пищу;
3) самка снабжает отложенные яйца защитной оболочкой (пушком, воскоподобными выделениями) или укрытием;
4) самка остается на некоторое время с яйцами или молодыми ли чинками и охраняет их (например, уховертки, некоторые сверч ки, клопы-щитники);
5) самка откладывает яйца в специальное укрытие или специально вырытое гнездо и снабжает их запасом провизии (жуки-навозни ки, одиночные пчелы и осы; последних помещают в запечатывае мые ячейки парализованных насекомых);
6) самка остается со своими личинками в гнезде, защищает их и снабжает пищей (например, осы-бембексы, гнездящиеся в нор ках на открытых песчаных участках, выкармливают своих личи нок, принося им ежедневно несколько убитых мух);
7) потомство остается в гнезде с матерью и совместно с ней вы ращивает следующие поколения особей.

На этом последнем этапе появляются предпосылки для возникновения эусоциальности. Своего наивысшего расцвета среди насекомых эта система организации сообществ достигла в двух систематически далеких группах – у равнокрылых (термиты) и у жалящих перепончатокрылых (муравьи, пчелы, осы). Возможные пути эволюционных преобразований структуры сообществ, в том числе и у беспозвоночных, рассматриваются далее (см.: 6.5.1).

5.6.3. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СООБЩЕСТВ ЭУСОЦИАЛЬНЫХ НАСЕКОМЫХ

К настоящему времени накоплено множество сведений о социальном поведении насекомых на основании наблюдений за ними как в естественных, так и в лабораторных условиях, где можно видеть все происходящее в улье с прозрачными стенками или в формикарии – искусственном прозрачном муравейнике. Формикарии размещают на больших лабораторных аренах, позволяющих наблюдать любые контакты между насекомыми. Индивидуальная цветная метка дает возможность знать муравьев "в лицо". Метки могут быть групповыми или индивидуальными и наносятся на разные части тела в виде разноцветных точек.

Рассмотрим основные черты организации сообществ у эусоциаль-ных насекомых.

Термиты. Это довольно примитивные насекомые, но они образуют огромные и высокодифференцированные сообщества. Термиты – главные преобразователи веществ в почве от тропиков до пустынь: они разрыхляют и перемешивают почву и с помощью бактерий, простейших и грибов разрушают волокна целлюлозы, возвращая их компоненты в общий круговорот веществ. Найденную целлюлозу они переносят в запечатанные холмики с постоянными условиями температуры и влажности, где она разлагается с выделением энергии. Разновозрастные личинки выполняют в семье различные работы. В семействах термитов полиморфизм таких бесполых, ювенильных особей выражен по-разному. Группы с морфологически закрепленными особенностями, связанными с различной ролью в семье, называют кастами. Особенно замечательна у некоторых видов термитов каста солдат: у одного вида, получившего название "носатых термитов", это "носатые" солдаты с выростом на голове, с помощью которого они выбрызгивают струю отпугивающей жидкости, у другого солдаты имеют мощные защелкивающиеся мандибулы (челюсти).

Муравьи. На примере муравьев рассмотрим более подробно устройство семьи общественных насекомых. Муравьи, пчелы и осы произошли от более высокоорганизованных, чем термиты, насекомых с более развитыми органами чувств, которые не боялись света. Эти насекомые распространены чрезвычайно широко и оказывают существенное воздействие на экосистемы суши, выступая в роли охотников, мусорщиков, потребителей углеводных выделений насекомых и растений, опылителей и переносчиков семян. Их сообщества могут быть крошечными и огромными, лабильными или стационарными. Из названных трех групп насекомых муравьи представлены одними лишь общественными видами, а среда ос и пчел много одиночных видов. У всех общественных перепончатокрылых семьи полиморфны: помимо самцов и самок, они имеют многочисленных рабочих, неполовозрелых самок, выполняющих работу по строительству гнезда и заготовке провизии, выращиванию потомства и кормлению продуцирующей яйца самки (их называют также матками, или царицами). У пчел, шмелей и цветочных ос потомство выкармливается медом и пыльцой, у общественных ос – убитыми насекомыми, у муравьев – белками животного и растительного происхождения.

Поскольку муравьи, как и термиты, происходят от видов, первоначально обитавших в почве, у них есть черты экологического и морфологического сходства, несмотря на то, что в систематическом плане равнокрылые и перепончатокрылые весьма далеки: как и у термитов, у муравьев самки обламывают свои крылья (у термитов – 170 до копуляции, у муравьев – после), а рабочие особи бескрылы от рождения. Как и у термитов, рабочие у муравьев могут принадлежать к различным кастам, но если у термитов рабочие – это личинки разных возрастов, причем как самцов, так и самок, то у муравьев все рабочие (как у пчел и ос) – это взрослые, но неполовозрелые самки. У некоторых видов муравьев принадлежность к разным кастам закреплена морфологически, и члены семьи различаются по размерам тела, размерам и форме головы, что соответствует их функциям в семье : так, у одного из видов муравьев-древоточцев есть каста "затычек", члены которой предназначены для закрывания головой входов в гнездо, устроенное в дереве. У некоторых видов границы каст весьма условны и различаются только размерами.

Касты дифференцируются в личиночном возрасте, и этот сложный процесс определяется не только наследственной программой, но и составом пищи, различными феромонами и своеобразным массажем (за счет сдавливания челюстей), который производят рабочие, ухаживающие за молодью. Поведенческие стереотипы рабочих и соответственно их функции в семье определяются либо принадлежностью к определенной касте, либо меняются с возрастом. Последняя форма "разделения труда" между особями разных возрастов называется "возрастным полиэтизмом" и описана у медоносной пчелы и некоторых видов муравьев: особь переходит от внутриг-нездовой деятельности к различным видам работ вне гнезда.

Удивительно слаженное функционирование семей общественных насекомых основано на разделении труда между группами особей, и обычно чем крупнее семья, тем более четко выражена специализация. Так, в большом муравейнике одни муравьи ухаживают за размножающимися царицами и молодью, другие занимаются строительством, третьи снабжают население гнезда углеводной пищей (сладкими выделениями различных насекомых, соком растений), четвертые приносят белковую пищу (например, живых или мертвых беспозвоночных), пятые заняты охраной границ или выполняют функцию наблюдателей. На примере муравьев достаточно четко прослежена зависимость уровней социальной организации от численности семьи. У многих видов муравьев (а их несколько тысяч) можно выделить ряд уровней организации. Так, при численности семьи в несколько сотен особей, муравьи живут в сравнительно просто устроенных подземных гнездах и не охраняют свой участок. Отдельные фуражиры действуют самостоятельно, они приносят в гнездо мелких насекомых (для выкармливания личинок) и транспортируют в своих зобиках углеводную пищу. Внутри гнезда эта пища распределяется между взрослыми муравьями. При других уровнях социальности в семье муравьев действует такая же система жизнеобеспечения, однако при этом и организация семьи, и структура территории иные. Например, при численности семьи порядка сотни тысяч особей муравьи строят то, что мы называем "муравейником".

Муравейник – это гнездо из сухих травинок и веточек, самая сложная часть которого

находится под землей. У таких семей кормовая территория охраняется, она пронизана сетью постоянных фуражировочных дорог, ведущих к деревьям, кустам или травянистым растениям с колониями тлей, каждая дорога обслуживается определенной группой муравьев. Такие малые группы постоянны по составу и хорошо различают друг друга. Муравьи в таких семьях склонны к кооперативным действиям. На территории, принадлежащей муравейнику, можно наблюдать групповую транспортировку пищи и даже групповую охоту. При миллионном населении муравейники начинают "почковаться" – давать "отводки" путем выселения части муравьев, "цариц" и личинок на новое место. Так возникают колонии – группы родственных гнезд, связанных обменными дорогами. Объединение колоний, занимающее иногда целые лесные массивы, называют федерацией.

Такова общая схема функционирования семьи муравьев как организованного сообщества эусоциальных насекомых. Более подробно о социальной жизни муравьев можно прочитать в книге А.А. Захарова "Муравей, семья, колония" (1991). Общественное устройство колонии медоносной пчелы описано К. Фришем (1980) и Н.Г. Лопатиной (1971).

5.6.4. РОЛЬ ИНДИВИДУУМА В ФУНКЦИОНИРОВАНИИ СООБЩЕСТВА ЭУСОЦИАЛЬНЫХ НАСЕКОМЫХ: ИЗОМОРФИЗМ СЛОЖНЫХ ФОРМ ПОВЕДЕНИЯ

Индивидуализированные группы в семье. Как отмечалось выше, в семье общественных насекомых выделяют так называемые функциональные группы. У медоносной пчелы это сборщицы пыльцы и нектара, разведчицы (они же "танцовщицы"), "няньки", ухаживающие за личинками. У муравьев выделяются активные фуражиры, занятые в основном охотой, трофобионты ("живые вагончики"), добывающие и транспортирующие в гнездо жидкую углеводную пищу, внутригнездовые рабочие и некоторые другие группы.

Взаимодействие особей в таких группах большинством авторов рассматривалось как анонимное. Возможно, что так оно и есть для многих видов общественных ос и шмелей. Так, А.Ю. Дудников (1983) показал, что у ос-веспин индивидуальное взаимодействие регулируется иерархией мотиваций, не требующей индивидуального узнавания: при конфликте на источнике пищи побеждает та оса, которая более голодна в данный момент.

Разделение труда в семье основано на том, что каждая оса в течение жизни по очереди выполняет разные роли. В то же время есть указания на то, что у одного из видов общественных ос *(Metapolibia cingulata)* взаимодействие между особями строится на основе доминирования-подчинения, и попадая в чужую семью, оса теряет ранг (Forsyth, 1975).

Сходный феномен был открыт А.А. Захаровым (1991) на рыжих лесных муравьях. Этот автор описал индивидуализированные группы в семье муравьев – кланы, в которых лидер первым атакует добычу, нередко отнимает ее у других муравьев, часто вступает в схватки с муравьями, близкими по рангу.

Выяснение иерархического ранга особи в группе часто сопровождается своеобразными турнирами, когда фуражиры пытаются унести друг друга в гнездо, несмотря на обоюдное сопротивление. Побежденный муравей принимает специфическую позу (складывается "чемоданчиком") и позволяет себя транспортировать.

Такое поведение является одним из примеров ритуализованных действий муравьев, удивительно сходных в этом плане с поведением позвоночных животных. Так, в ответ на агрессивные выпады муравей предлагает партнеру пищу, что рассматривается как демонстрация покорности. Медовые муравьи, встретив чужаков, подолгу стоят попарно в угрожающих позах, удивительно напоминающих позы собак: ноги выпрямлены и напряжены, головы повернуты в стороны друг от друга (Holldobler, 1976). Луговые муравьи-"пограничники" из разных семей, встречаясь регулярно на границах территорий, опознают друг друга и ограничиваются демонстрациями угроз, тогда как незнакомых "пограничников" незамедлительно уничтожают (Резникова, 1979). Чтобы выяснить это, пришлось привязать муравьев на тонкие поводки, как собачек, прикрепив поводки к предметным стеклам с нанесенным на них шифром. На границе муравьиной территории были расставлены наборы стекол, к которым были привязаны муравьи, взятые из той же семьи (контрольные), чужие, но все же знакомые муравьи-"пограничники", а также совсем незнакомые муравьи, взятые из глубинной части территории соседней семьи. Муравьи на поводках вели себя достаточно

спокойно и активно, а поведение "пограничников" изменялось от полного нейтралитета до безоговорочного уничтожения.

Детальные наблюдения в природе за работой индивидуально помеченных муравьев выявляют удивительно тонкую дифференциацию ролей в маленьких, слаженно работающих группах. В лабораторных экспериментах, посвященных сложным формам коммуникации муравьев (см.: 5.4.5), было показано, что в пределах такой "малой рабочей группы", насчитывающей около десятка особей, происходят сложнейшие процессы передачи информации, в том числе с использованием дистанционного наведения, когда муравей-разведчик, вступая в контакт с фуражирами, передает им сведения о координатах кормушки, которую они затем находят самостоятельно, не пользуясь пахучим следом. Такие группы могут не только искать пищу, но и решать возникающие при этом задачи, такие как избегание опасности или преодоление препятствий.

Так, в одном из экспериментов группы муравьев вместе с личинками и коконами помещали в изогнутую трубку. Чтобы попасть в затемненную часть трубки и там спрятать расплод от света, муравьи должны были вытащить затычки из перегородки, закрывающей им путь. Оказалось, что с такой задачей способны справиться лишь хорошо "сработавшиеся" группы, причем одни муравьи вытаскивали затычки, а другие переносили расплод (Резникова, Новгородова, 1998).

Все перечисленные факты свидетельствуют в пользу точки зрения о гибкости и сложности индивидуального поведения общественных перепончатокрылых и о значительной роли отдельной особи в принятии решений, жизненно важных для семьи. Вполне возможно, что именно на пластичности поведения отдельных животных основаны интегрированные реакции семьи в целом. В качестве одного из примеров можно привести поведение семьи муравьев рода *Formica,* подвергавшихся в эксперименте постоянному гамма-облучению. В ответ на появление этого фактора муравьи выстроили крытую дорогу длиной 12м, что позволило им уменьшить дозу радиации (Brower, 1966). В экспериментах Ж.И. Резниковой (1979) было показано, что муравьи одного вида могут быстро менять уровень социальной организации, в буквальном смысле на глазах экспериментатора. В естественной ситуации у муравейника лугового муравья *(Formica pratensis)* были огорожены участки фуражировочных дорог, что вынуждало муравьев построить обходные дороги и перераспределить активность на внутренних частях кормового участка. В конечном итоге в одном из секторов кормового участка этой семьи динамическая плотность муравьев повысилась в несколько раз.

Поразительна была скорость изменений поведения целой семьи. В течение одного месяца муравьи построили вспомогательные гнезда, полностью изменили в связи с этим систему фуражировки на территории, затем в одно из этих вспомогательных гнезд была принята оплодотворенная "царица". Вскоре там появились личинки и в конце концов образовалась "локальная колония" со своей обменной дорогой. Таким образом, поведение муравьев существенно усложнилось. Можно сказать, что семья перешла от уровня одиночной охраняемой территории к уровню колонии. В опытах с другими видами муравьев экспериментаторы воздействовали на численность семьи, подкладыгаая муравьям в гнездо "приемышей" – куколки собственного вида, из которых вскоре выходили новые муравьи (Резникова, 1983). Действуя достаточно деликатно, можно было довести число "приемышей" до нескольких тысяч. Так удавалось заставить муравьев, изначально имевших простое подземное гнездо и неохраняемый, "бесструктурный", кормовой участок, строить земляной купол. У них появлялся аналог типичной фура-жировочной дороги и групповая транспортировка добычи.

Эти результаты интересны тем, что выявляют удивительную пластичность социального поведения одних и тех же животных, быстро перестраивающегося под воздействием определенных факторов, т.е. свидетельствуют о высокой пластичности индивидуального поведения отдельного муравья или пчелы.

5.7.

Изоморфизм социальных структур

Исследование общественного поведения огромного числа видов животных разных таксономических групп позволило выявить уже упоминавшийся выше феномен так

называемого изоморфизма, структурного сходства социальных систем в различных, не связанных между собой таксонах.

Эусоциальность, считавшаяся феноменом, свойственным только насекомым, была обнаружена, как об этом говорилось в разделе 5.5.1, у млекопитающих. При этом налицо и противоположное явление: у относительно близкородственных видов, подчас относящихся к одному и тому же роду, внутрипопуляционная организация нередко различается значительно сильнее, чем у видов, принадлежащих к филогенетически удаленным друг от друга таксонам. Столь высокую степень сходства социальной организации у разных видов обычно нельзя объяснить явлением конвергенции, так как оно встречается у видов, занимающих разные экологические ниши.

Общей чертой общественного устройства животных разных таксономических групп является феномен иерархических рангов, в установлении которых может обнаруживаться большое разнообразие, связанное с видовой и экологической спецификой данной группы.

Выше были приведены примеры ряда социальных систем, характерных для разных видов животных во многих экологических ситуациях, а также известные способы поддержания их структуры. Эти примеры показывают, что роль особи в группе может зависеть от ее пола, возраста, физиологического состояния, индивидуального и социального опыта, а также сочетания всех этих качеств с конкретной ситуацией.

Описание общественного поведения животных – тема для большой монографии. Очевидно, что многие вопросы этой огромной темы в данной главе были лишь затронуты. Относительно большее внимание мы уделили тем способам коммуникации, которые требуют от них высокого уровня когнитивных способностей животных. Эти данные относительно новы и на русском языке в нашей книге они описываются практически впервые.

Глава 6. ЭВОЛЮЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ

6.1.

Ч. Дарвин об эволюции инстинктов

Развивая свои представления о роли естественного отбора в происхождении видов, Ч. Дарвин затронул и вопросы эволюции поведения.

Он считал, что признаки поведения, как и морфологические признаки, характеризуются наследственной изменчивостью. На примере нескольких инстинктов, свойственных животным разных таксономических групп, он показал возможные пути формирования такого поведения "путем медленного накопления многочисленных слабых, но полезных уклонений", которые "обязаны своим возникновением тем же причинам, какие вызывают изменения в строении тела".

Эти положения Дарвин иллюстрирует в "Происхождении видов" (1954) и в ряде статей, рассматривая возможные пути формирования инстинкта размножения у кукушки, строительного инстинкта пчел и "рабовладельческого" инстинкта муравьев.

Дарвин отмечает, что, хотя данные об инстинктах вымерших животных отсутствуют, а современные виды изучены недостаточно, при сравнении родственных видов можно обнаружить постепенные переходы от простых к самым сложным инстинктам. Например, в пределах группы кукушек имеется целый ряд вариаций форм родительского поведения – от непаразитических видов, насиживающих яйца, до видов, полностью паразитических. По-видимому, предпосылкой формирования этого инстинкта послужила одна из особенностей физиологии размножения кукушек. Эти птицы откладывают яйца с промежутками в 2–3 дня. Поэтому у непаразитических американских видов в одно и то же время в гнезде имеются и ненасиженные яйца, и полуоперившиеся птенцы.

Эти же виды кукушек откладывают яйца в чужие гнезда только в редких, аномальных случаях. Можно предположить, – пишет Дарвин, – что и дальний предок европейской кукушки имел подобные привычки и время от времени откладывал яйца в чужие гнезда. Птицы с такими случайными отклонениями от родительского поведения получали возможность раньше улетать к местам зимовки, что давало им значительные преимущества. Птенцы-подкидыши также могли иметь какое-то преимущество по сравнению с выведенными обычным способом: они

могли вырастать более крепкими, чем выкормленные матерью-кукушкой, которая бывает постоянно обременена заботами и о яйцах, и о разновозрастных птенцах.

Таким образом, и взрослые кукушки, и птенцы имеют больше шансов выжить и оставить потомство, которое, в свою очередь, получит в наследство ту же особенность поведения. Постепенно процесс естественного отбора привел к тому, что у современной европейской кукушки исключение превратилось в правило, и все ее виды откладывают яйца в чужие гнезда. Однако описаны редкие случаи, когда кукушки откладывали яйца на голую землю и самостоятельно высиживали и выкармливали птенцов. Эти случаи представляют собой, по-видимому, возврат к давно утерянному инстинкту нормального выведения потомства.

На базе сравнительного описания поведения нескольких видов муравьев-"рабовладельцев" Дарвин показывает, что и оно могло сформироваться путем естественного отбора, на основе присущей некоторым видам склонности собирать для корма куколок других видов. Если воспитание чужих куколок оказывалось более выгодным, чем выведение собственных, то однажды возникшее отклонение в поведении под влиянием естественного отбора менялось и усиливалось настолько, что привело в конце концов к появлению *Formica rufescens.* Этот вид муравьев полностью зависит от своих "рабов" – вида *Formica fusca,* которые строят для него гнезда, производят переселения, собирают корм для взрослых и молоди, и даже кормят тех и других.

6.2. Разработка проблем эволюции поведения в классической этологии

Изучение эволюционных аспектов поведения составило одно из основных и наиболее важных направлений в работе Н. Тинбергена и его учеников. Параллельно с К. Лоренцем он развивал выдвинутые Дарвином идеи об эволюции поведения, последовательно применяя введенный им сравнительный метод и распространяя его на более широкий круг явлений.

Основные работы этологов в этом направлении условно можно подразделить на две основные группы:

1) выяснение таксономического значения поведенческих призна ков;
2) исследование адаптивного значения поведенческих признаков и роли естественного отбора в их формировании.

Одна из наиболее значительных работ К. Лоренца посвящена сравнительному описанию ритуалов ухаживания у большого числа видов семейства утиных (Anatinae), в число которых входили как более примитивные, старые, так и более молодые, более поздно эволюционировавшие виды. Лоренц подробно описал сходство и различия ряда фиксированных комплексов действий, которые составляют ритуал ухаживания у селезней, и смог продемонстрировать пути эволюции такого поведения.

Использованный Лоренцем метод сравнительного описания поведения у близких видов утиных – это один из путей, которыми этология решает вопросы эволюционных преобразований поведения. Хотя существует много блестящих примеров того, как этологический анализ выявляет приспособительное значение признаков поведения, проследить пути их эволюционного развития трудно, а порой даже невозможно. Особенность работ Н. Тинбергена и его учеников состоит в том, что они, с одной стороны, подвергли анализу функциональное и приспособительное значение ряда поведенческих признаков, а с другой – выделили признаки, на примере которых в специальных полевых экспериментах удалось показать формирующее и/или стабилизирующее влияние естественного отбора на поведение. Успехи в выяснении адаптивного значения поведенческих признаков, достигнутые школой Тинбергена, связаны не только с четко сформулированной задачей исследования, но, в значительной степени, с разработкой уникальных экспериментальных методов для исследования поведения в полевых условиях.

6.3. Сравнительный анализ признаков поведения: адаптивная радиация, конвергенция, оценка роли средовых факторов

Согласно определению, поведение является формой приспособления организма к внешней среде. В более узком смысле под адаптивностью поведения понимают те преимущества, которые данный поведенческий признак дает виду в его борьбе за существование.

При сравнительном изучении признаков поведения этологи анализировали как различие, так и сходство поведения видов разной степени родства. Благодаря этому удалось выявить наличие адаптивной радиации и конвергенции признаков поведения, т.е. тех же закономерностей, которые были описаны при изучении эволюции структурно-морфологических признаков.

Адаптивная радиация – это появление разнообразных форм, имеющих общего предка, но видоизменившихся применительно к разнообразным условиям обитания. Адаптивная радиация дает возможность использовать новые источники пищи и избегать врагов.

Классический пример адаптивной радиации – необычайное разнообразие сумчатых в Австралии. Среди них появились сумчатые кроты, формы, напоминающие белок, летяг, а также кроликов, волков и других животных.

Примеры адаптивной радиации этологи нашли и в поведении, в частности в общественном поведении животных. На примере многих млекопитающих и птиц показано, что в пределах одного семейства можно наблюдать значительное разнообразие типов группировок, включая как крайние формы, так и переходы между ними. Так, в пределах семейства врановых можно встретить виды, ведущие общественный образ жизни в течение всего года (грачи, галки), чисто одиночные виды (кукши), а также живущие в сообществе лишь часть года. Многочисленные примеры разнообразия общественных отношений можно найти и в отряде грызунов.

Тинберген и его ученики описали явление адаптивной радиации поведенческих признаков у чаек. Оказалось, что поведение близких видов существенно различается в зависимости от условий гнездования.

Например, виды, гнездящиеся на земле, постоянно подвержены опасности нападения как наземных, так и воздушных хищников, поэтому они очень пугливы и поднимают тревогу при появлении рядом с колонией любого живого существа. В отличие от них моевки, которые гнездятся на крутых утесах, совершенно не пугливы и легко терпят около своих гнезд человека, если тому удастся до них добраться. Гнездование моевок на утесах накладывает отпечаток на самые разные стороны поведения, существенно отличая их от многих других близких видов. Например, отсутствие пугливости по отношению к птицам и животным других видов сочетается у них с гораздо более высокой, чем у других чаек, внутривидовой агрессивностью, что обусловлено дефицитом мест, подходящих для строительства гнезд.

Адаптивная радиация признаков общественного поведения происходит параллельно в разных семействах, причем иногда оказывается возможным выделить те конкретные факторы среды (источники пищи, наличие укрытий, угроза со стороны хищников), которые могли повлиять на формирование того или иного типа группировки.

Конвергенция. Сравнение далеких в систематическом отношении видов – тоже плодотворный метод изучения приспособительных свойств поведения. В ряде случаев оказывалось, что организмы, не находящиеся в близком родстве, попадали в похожие условия и подвергались влиянию близких факторов отбора. Благодаря этому в процессе такой параллельной эволюции они в конце концов приобретали черты сходства, несмотря на отсутствие родства. Классический пример конвергенции морфологических признаков – киты и акулы, относящиеся к разным классам (млекопитающие и рыбы), но сходные по ряду признаков строения тела и образа жизни.

Подобное явление наблюдается и в поведении далеких в таксономическом отношении видов. Примером могут быть разные по происхождению животные, как позвоночные, так и беспозвоночные, которые для защиты от хищников выработали следующие типы приспособительных маскировочных реакций:

– сохранение неподвижности при появлении хищника (затаива ние);
– выбор субстрата, по цвету совпадающего с их окраской;
– выбор позы, способствующей маскировке (создание скрадываю щей противотени,

имитация различных несъедобных предметов и т.п.);

- рассредоточение в пространстве, несмотря на изобилие пищи.

Один из примеров конвергентного сходства в поведении далеких по происхождению групп животных – это обнаруженная школой Тинбергена синхронизация сроков выведения потомства. При изучении разных видов чаек было установлено, что одновременное выведение потомства – один из способов, обеспечивающих оптимальные условия его охраны от хищников. Максимальный процент гибели яиц и птенцов наблюдается в выводках, появившихся значительно раньше или значительно позже основной массы. В этих случаях чаек-родителей слишком мало, чтобы обеспечить эффективную защиту от врагов на земле и в воздухе. Сходное приспособление существует, по-видимому, и у других животных. Экспериментально установлено, что у антилоп-гну синхронизация сроков размножения обусловлена тем же обстоятельством.

Убедительный пример конвергентного сходства дает структура сообществ перепончатокрылых насекомых (общественные насекомые) и грызунов (голые землекопы), которые относятся к категории эу-социальных (см.: 5.5.1; 5.6.2; 5.7).

Явления адаптивной радиации и конвергенции поведенческих признаков свидетельствуют об общности основных путей эволюции как морфологических признаков, так и поведения.

Оценка средовых факторов. Классическим примером экспериментального исследования функции и адаптивного значения отдельного поведенческого акта, которое сочетает все вышеуказанные особенности подхода этологов к данной проблеме, может быть изучение реакции удаления скорлупы у обыкновенной чайки.

Разные виды чаек после вылупления птенцов поступают со скорлупой яиц по-разному. Некоторые не обращают на нее внимания, другие же, в частности обыкновенная чайка, собирают и уносят подальше от гнезда. Этот факт был известен орнитологам давно, но ему не придавали значения. В то же время само существование этой формы поведения у одних видов и отсутствие ее у других заставили этологов предположить, что она имеет значение для выживания вида.

Объяснение такого поведения удалось получить при сопоставлении особенностей биологии этих видов.

Скорлупу убирают те виды чаек, птенцы которых долгое время остаются в гнезде. Если же выводки покидают гнездо вскоре после вылупления, то скорлупа остается на месте.

Следовательно, эта, на первый взгляд незначительная поведенческая реакция, занимающая всего несколько десятков секунд один раз в год, имеет для вида определенное адаптивное значение.

Дальнейший анализ показал, что среди чаек и крачек убирают скорлупу особи тех видов, птенцы которых имеют покровительственную окраску. Поскольку скорлупа бросается в глаза белизной своей внутренней поверхности, легко предположить, что после ее удаления гнездо становится менее заметным. Для проверки этого предположения в колонию чаек исследователи помещали по-разному окрашенные яйца. Выяснилось, что белые яйца хищники похищали гораздо чаще, чем яйца естественной для чаек окраски.

Следовательно, характерная для яиц чаек окраска является маскировочной и имеет существенное адаптивное значение. Однако, как показал Тинберген, покровительственные свойства естественной окраски яиц существенно ослабевают, если рядом положить яичную скорлупу: в таких гнездах яйца гораздо чаще становились добычей хищников. Таким образом, имеются все основания полагать, что удаление яичной скорлупы имеет адаптивное значение, как мера охраны гнезда от хищников.

Скорлупки из гнезда удаляются не сразу. У обыкновенной чайки, например, они остаются в гнезде 1–2 часа после вылупления птенцов, тогда как у других видов гнездо очищается гораздо быстрее. Адаптивное значение этой особенности поведения обыкновенной чайки в том, что в первые 1–2 часа после вылупления, пока птенцы не обсохли, им угрожает опасность стать добычей взрослых чаек-соседей. После обсыхания этой угрозы больше нет, и скорлупу можно унести.

Тинберген указывал, что подобные исследования важны в нескольких отношениях:

1) способствуют выявлению функциональной роли исследуемого поведенческого акта (в данном случае удаление скорлупы способ ствует маскировке гнезда от врагов, нападающих с воздуха);

2) экспериментально показывают наиболее вероятные пути форми рования данного поведенческого акта в процессе естественного отбора: в данном случае более высокий шанс выжить имело по томство птиц, удаляющих скорлупу;

позволяют выявить и некоторые дополнительные факторы, вли явшие, вероятно, на формирование этой реакции в процессе естественного отбора: из птиц, уносивших скорлупу, дополнительные шансы на выживание потомства имели те, кто делал это в оптимальный период времени.

Тем самым было показано, что отдельные признаки поведения представляют собой компромиссный результат многочисленных и зачастую разнонаправленных давлений отбора.

Таким образом, исследования этологов показали, что использование сравнительного метода позволяет достаточно убедительно проследить ход эволюционных преобразований целого ряда инстинктивных движений и форм поведения. Как было продемонстрировано еще в работах предшественников этологии (О. Хейнрота, Ч. Уитмена, см.: 2.4), признаки поведения наравне с морфологическими подвержены действию естественного отбора и претерпевают его стабилизирующее и формообразующее влияние. В то же время развитие эволюционного учения в XX в. проходило параллельно с развитием генетики и, в частности, популяционной генетики. Одним из важнейших следствий этого явилось постулирование новых подходов в современной теории эволюции, а именно, в изменении оценки уровня, на котором действует отбор.

6 соответствии с современными концепциями, отбор действует не на отдельные органы, функции или признаки поведения, а на особь, т.е. на фенотип. В разделе *6.5.1* показано, что этот принцип оспаривается (но главным образом на теоретических основаниях) современной социобиологией, однако большинство генетико-попу-ляционных построений в настоящее время базируются именно на признании отдельной особи единицей действия отбора (Левонтин, 1978).

Популяционный подход наиболее успешно был воспринят генетикой, экологией и другими областями биологии, тогда как исследования в области морфологии, физиологии и поведения животных долгое время оставались в рамках прежней, типологической концепции. Это дало основания Э. Майру специально рассмотреть вопрос о соотношении традиционного – типологического и нового – "биологического" подхода к анализу эволюционного происхождения и функциональной роли отдельных признаков организма, в том числе и поведенческих реакций.

6.4.

Типологическая и биологическая концепции вида

Э. Майр (1968) в монографии "Зоологический вид и эволюция" впервые противопоставил две современные концепции биологического вида.

Представление о виде как совокупности организмов, обладающих некоторым количеством характерных устойчивых признаков и свойств, восходит, по мнению Майра, к представлениям Платона, утверждавшего, что изменчивость мира не более реальна, чем тени на стенах пещеры. По его мысли, вечны и реальны только постоянные, независимые и неизменные "идеи", скрывающиеся за видимой изменчивостью. Философская картина мира, базирующаяся на этих представлениях, легла в основу естественнонаучных взглядов ученых XVII–XIX вв.

Биологическая концепция вида, сформировавшаяся к середине нашего столетия, базируется на популяционном подходе к оценке постоянства и изменчивости особей, популяций и видов. Популяционный подход подчеркивает неповторимость любого явления в мире живого. Все организмы имеют индивидуальные особенности, а совокупность организмов может быть описана только в статистических терминах. Средние цифры, оценивающие признаки популяции, представляются в рамках этого подхода как абстракция.

Таким образом, для типологического подхода реален "тип", а изменчивость особей – иллюзия, тогда как для популяционного подхода "тип" (т.е. среднее) – это абстракция, а реальна изменчивость.

В соответствии с типологическим подходом вид – это совокупность похожих друг на

друга особей, которые отличаются от других видов, а изменчивость – это отклонения от типовых характеристик. В отличие от такой точки зрения, в соответствии с популяционным подходом, определение понятия "вид" достаточно сложно. Его основу составляет представление, что единицей вида является не "типичная" особь, а популяция, особи которой заведомо более или менее разнообразны и изменчивы. Как отмечает Мойр, замена типологического мышления популяционным – это, может быть, величайшая идейная революция в биологии.

"Биологическая" концепция вида учитывает три положения, которые игнорируются типологической концепцией.

1. Виды – это репродуктивно изолированные группы особей. Име ется множество механизмов, которые способствуют обеспечению воспроизведения именно внутри вида.

2. Вид представляет собой экологическое единство, которое взаи модействует с другими видами как целое.

3. Вид характеризуется совокупностью генов – генофондом. Между особью и видом существует промежуточный уровень ин теграции – популяция. Именно на уровне популяции происходят наиболее важные события, обеспечивающие изменения генетичес кого состава вида, – так называемые микроэволюционные со бытия.

Типологический подход к исследованию функций организма игнорирует существование расовых или линейных особенностей животных. Это обстоятельство следует принимать во внимание при планировании физиологических экспериментов. Так, физиолог, исследующий процессы памяти, вырабатывает у группы животных условный рефлекс, например двигательный, добиваясь при этом возможно меньшего разброса параметров. Сэтой целью он зачастую выбраковывает животных, обучающихся слишком медленно, либо тренирует их дольше, чем остальных. В соответствии с биологической концепцией разнообразие данных, получаемых в таком эксперименте по обучению, рассматривается как следствие полиморфизма по данному признаку, варьирование которого определяется и генетическими, и средовыми факторами. При таком подходе снижения изменчивости показателей можно добиваться подбором животных соответствующих генетических групп и (или) условий их содержания или выращивания.

6.5.

Исследования эволюции общественного поведения животных

Большой фактический материал, накопленный при изучении общественной организации у животных разного систематического положения, позволил исследователям подойти к проблеме путей эволюции социального поведения.

Как отмечает Е.Н. Панов (1983), "...в идеале эта задача должна решаться в два этапа. На первом этапе необходима глубоко аргументированная реконструкция филогенетического ряда, на примере которого исследователь намерен проследить последовательные этапы исторических преобразований этологической структуры и организации. На втором этапе, уже имея перед собой данный гипотетический ряд, можно перейти к поиску эволюционных механизмов, способствовавших развитию некой социодемографической системы в том или ином направлении и определявших необходимость перехода от одного типа системы к другому или другим ее типам".

В настоящее время основной работой, которая систематизирует данные по социальной организации животных разного уровня филогенеза, является упомянутая выше монография Е.Н. Панова (1983).

Один из наиболее известных подходов к решению второй проблемы – выявлению эволюционных механизмов формирования биосоциальности – это так называемая социобиология (sociobiology).

6.5.1. СОЦИОБИОЛОГИЯ

Социобиология, так же как ряд других направлений современной науки о поведении животных, например учение о коммуникации у животных, возникла в тот период, когда этология в ее классическом варианте была уже оформленной наукой, и эти направления в большей или меньшей степени базировались на ней. В то же время социобиология предложила

новые подходы к изучению эволюции и функции социального поведения. В 1975 г. была издана книга Э. Вильсона "Социобиология: новый синтез" (Wilson, 1975), которая положила начало этому направлению.

Помимо обзора и систематизации огромного материала по социальной организации сообществ животных эта монография содержала и важные теоретические обобщения, определившие во многом направление будущих исследований. Теоретические воззрения автора были восприняты критически многими специалистами по поведению животных, генетиками и эволюционистами (см., например: Панов, 1983; Панов, Зыкова, 1989). По определению Вильсона, предметом этой науки является изучение биологических основ социального поведения всех живых существ, включая человека.

Анализируя социальные системы, Вильсон находит, что животные либо ведут "одиночный образ жизни", либо организованы в группы с разными градациями социальности. При этом он очерчивает два возможных пути эволюции сообществ: исходным типом для обоих является "одиночная стадия". Усложнение сообщества при первом пути эволюции – это появление сначала субсоциальной стадии (длительное время ухода родителей за потомством), затем – промежуточной субсоциальной стадии (родственные особи, по меньшей мере, двух поколений участвуют в общей деятельности, например в совместной постройке и защите гнезда), за которыми следует эусоциальная стадия (см.: 5.6.2).

При другом, парасоциальном пути эволюции следующей после одиночной является так называемая коммунальная стадия, когда взрослые особи образуют скопления (см.: 5.2.2), затем идет квазисоциальная стадия, которая характеризуется развитием активной кооперации, полезной для всех членов объединения. При следующей стадии – семисоциальной – обнаруживается еще и разделение репродуктивных функций (т.е. когда размножается только часть особей колонии, а остальные их обслуживают; на последней, эусоциальной стадии существуют длительные объединения, что обеспечивает "перекрывание" поколений.

Эта классификация, когда она была составлена, имела "незаполненные ячейки", которые успешно заполняются в настоящее время (см., например: 5.6.1).

Социобиология основывается на следующих понятиях и постулатах.

Генетическая приспособленность – оценивается по вкладу данного генотипа в генофонд следующего поколения, т.е. по способности особи давать плодовитое потомство.

Индивидуальный отбор – это единственная форма естественного отбора, поскольку до сих пор убедительных фактических доказательств существования группового отбора так и не было получено.

Совокупная, или итоговая, приспособленность – это понятие было представлено В. Гамильтоном в 1964 г. в работе, посвященной анализу особенностей системы размножения у перепончатокрылых (гаплодиплоидии). Как известно, приспособленность особи определяется количеством ее генов, которые переданы следующему поколению. В то же время у этой особи и ее близких родственников оказывается значительное число общих генов. У диплоидного животного половина генов одинакова с генами его матери, отца, братьев и сестер. Если происходит преимущественное размножение близких родственников данной особи, то представительство ее генов в следующем поколении пропорционально увеличивается. В результате оказывается, что приспособленность данной особи (в рамках данного ей определения, см. выше) растет, если увеличивается приспособленность ее близких родственников. Это явление было названо "отбором родичей" (kin selection). Под совокупной приспособленностью при этом понимают индивидуальную приспособленность особи вместе с приспособленностью ее родичей. Очевидно, что величина приспособленности родичей находится в прямой зависимости от степени близости родства.

Альтруизм – понятие, также введенное В. Гамильтоном. Это такое поведение, в результате которого индивидуальная приспособленность другой особи повышается за счет снижения приспособленности данной особи. Существует также представление о реципрок-ном альтруизме, когда обмен альтруистическими актами в разные моменты времени происходит между неродственными особями. Наиболее известные примеры реципрокного альтруизма – это случаи своеобразного симбиоза птиц и копытных (птицы склевывают насекомых с кожи

носорогов), предупреждающие крики птиц, удивительно сходные по звучанию у разных видов, а также взаимный альтруизм человека. Пример реципрокного альтруизма у летучих мышей приведен в разделе 6.5.2.

Эволюционно стабильная стратегия – теоретическое понятие, которое было предложено Дж.Мэйнардом Смитом для описания такой стратегии (совокупности поведенческих реакций, влияющих на приспособленность), которая, если она присуща большей части особей популяции, не может быть улучшена никакой другой стратегией. Проблемы альтруизма, эволюционно стабильных стратегий и др. рассматриваются главным образом в математической форме, хотя Р. Докинс в книге "Эгоистичный ген" (1993) дал увлекательное, доступное, нематематическое описание этих вопросов.

Плата и выигрыш *(cost and benefit)* – эти понятия, связанные с так называемым "принципом оптимальности" популяционной биологии, пришли в эволюционную биологию для обозначения того, что каждая биологическая система в ходе своего функционирования постоянно стоит перед проблемой "выбора" того или иного решения, а это решение может ей дать или не дать какие-то преимущества. При выборе решения она руководствуется принципом "минимальных затрат". Поведение в соответствии с каждым из решений заставляет животное что-то "платить", т.е. расходовать определенную энергию, время, подвергать себя опасности и т.д., но в то же время каждое такое решение приносит и пользу, способствуя повышению приспособленности. Иными словами, если животное реализует какое-то поведение, приносящее определенную пользу ему и его родичам, то теоретически можно сопоставить "затраты" (или "плату") на реализацию этого поведения с выигрышем, который животное и/или его родичи получают при его закреплении в ходе отбора. Социобиология рассматривает отношение плата-выигрыш в аспекте формирования эволюционно стабильных стратегий, которые оптимизируют такое отношение.

В социобиологических построениях (см.: Панов, 1983; Мак-Фар-ленд, 1988) единицей отбора следует считать не группу и не отдельную особь (как должно было бы следовать из постулата важности индивидуального отбора), а некие гены, определяющие "полезное для выживания поведение", которые передаются (или не передаются) следующему поколению. Таким образом, социобиология берет в основу своей концепции представления не об организме с его сложной картиной коррелятивных связей между физиологическими признаками и признаками поведения, не о генотипе как сложной интегрированной системе, а крайне "редукционистские" представления о жесткой генетической детерминированности поведения. Как будет показано ниже, проблема генетической детерминированности поведения достаточно сложна (см. гл. 8), а отдельных "генов поведения" просто не существует. В связи с этим социобиология получила много критических замечаний.

Важно подчеркнуть, что все основополагающие идеи социобиоло-гии возникли при изучении такой специфической группы, как общественные насекомые, а затем были автоматически перенесены на эволюцию общественных отношений в целом.

В то же время, несмотря на отвлеченный характер построений социобиологии и невозможность проверки их в экспериментах, ее появление продемонстрировало возможность нового взгляда на эволюцию биосоциальности, заставило ученых отыскивать новые закономерности и взаимосвязи в социальных структурах. Это, в свою очередь, послужило отправной точкой для большого числа новых исследований.

Теоретический характер изложенных выше построений не мешает этологам обнаруживать конкретные примеры, которые с известной степенью приближения подтверждают ряд постулированных закономерностей. Два таких примера приводятся в следующем разделе.

6.5.2. ПРОЯВЛЕНИЯ АЛЬТРУИЗМА И КООПЕРАЦИИ В СООБЩЕСТВАХ

Анализ социальной экологии многих видов животных показывает, что сообщества с развитой кооперацией чаще всего представляют собой именно родственные группы.

Вампиры. Кооперация может принимать такие крайние формы, как непосредственный обмен пищей, описанный, помимо общественных насекомых, у некоторых псовых, шимпанзе и у живущих большими колониями летучих мышей-вампиров. Последние представляют собой ярчайший пример "альтруистического" поведения, так как речь идет именно о спасении от

голодной смерти: не напившись крови в течение двух ночей подряд, вампир умирает, если только не выпросит пищу у другой особи. Структура сообществ у этих животных интересна еще и тем, что в ней сочетаются кооперация родственников и так называемый "реципрокный (перекрестный) альтруизм": друг другу постоянно помогают чужие, неродственные животные. Такие отношения между неродственными членами сообщества могут сохраняться в популяции только в тех случаях, когда партнеры хорошо знают друг друга и достаточно долго сосуществуют.

В тропической Америке колонии вампиров живут в дуплах деревьев и вылетают ночью кормиться кровью лошадей и коров. Колония состоит из групп по 8–12 самок и равного числа детенышей. Молодые самки остаются обычно со своими матерями, и таким образом в одном дереве живут вместе несколько поколений. Самцы яростно защищают территории – участки дупла, где гроздьями висят самки. Время от времени самки меняют деревья, переходя в другие группы, но при этом между отдельными особями устанавливаются прочные связи. Так, две самки в течение 12 лет подряд устраивались на отдых рядом (продолжительность жизни вампиров – до 18 лет).

Исследователь содержал в неволе самок вампиров как родственных, так и неродственных между собой, причем последние были тесно связаны друг с другом. Животных кормили кровью, и каждую ночь одного из зверьков отсаживали голодать в отдельную клетку. После его возвращения в группу следили за обменом пищей. Оказалось, что его кормили как родственники, так и неродственные животные, с которыми устанавливалась система постоянного взаимного обмена.

Исследования демографических показателей в популяциях вампиров привели автора к выводу о том, что данная стратегия, в которой действуют и реципрокный обмен пищей, т.е. реципрокный альтруизм, и отбор родичей, эволюционно стабильна, а значит, в целом, видимо, закреплена отбором.

Шимпанзе. Сообщества шимпанзе, состоящие из 50 или более особей, характеризуются уникальной социальной структурой: каждое занимает территорию, с которой изгоняются все другие самцы шимпанзе. В пределах этой территории члены группы находятся в постоянном движении, разыскивая пищу. Если ее мало, некоторые особи могут отделиться от группы и перейти к самостоятельному поиску пищи. В периоды же изобилия обезьяны собираются в большие группы для кормежки, спаривания, груминга и отдыха. Эта тактика "слияния – разделения", при которой сообщество постоянно распадается на части и воссоединяется вновь, редко встречается среди общественных животных. Еще реже встречается другая особенность – экзогамия самок, т.е. спаривание в чужой группе. Достигшие половой зрелости самки мигрируют на территорию другого сообщества. В противоположность им самцы всю свою жизнь проводят на территории, где они родились. Наблюдения также показали, что для поиска пищи оптимальными оказываются малые группы (3–4 особи), однако самцы из таких малых групп специальными звуковыми сигналами – "уханием" – оповещают членов других малых групп, относящихся к данному сообществу, и привлекают их к плодовым деревьям, деля с вновь пришедшими иногда достаточно дефицитную пишу. Еще более удивительно не только отсутствие конкуренции, но и своеобразная терпимость к спариванию других самцов в сообществах шимпанзе. Возможность спаривания у этих обезьян крайне ограничена: в год бывают рецептивными в среднем только три самки в сообществе, и, следовательно, только три самца могут стать в этом году родоначальниками новой линии потомков. Однако даже доминирующие самцы не препятствуют спариванию других членов сообщества. Более того, по наблюдениям Гудолл (1992), полупарализованный самец, который давно не участвовал в размножении и не мог занимать высокого положения в сообществе, оказывал помощь своему младшему брату и в конце концов помог ему достичь статуса альфа-самца.

Вместе с тем, в сообществах шимпанзе проявления взаимопомощи могут сочетаться с крайней жестокостью к членам других сообществ и даже к детенышам (инфантицид).

Такие парадоксы специалисты по социобиологии объясняют с позиций теории "отбора родичей" (см.: 6.5.1), с учетом особенностей "репродуктивной стратегии" этого вида. Самки шимпанзе обычно приходят в данное сообщество из других, и чаще всего они не связаны между

собой родством. Самцы сообщества, напротив, состоят в тесном генетическом родстве, так как происходят от одной и той же линии "патриархов". Возможно, что это генетическое родство и лежит в основе кажущегося альтруизма самцов. Два любых самца в сообществе обладают некоторым и, может быть, немалым числом общих генов.

Любое улучшение условий питания и способности к размножению Для одного из членов группы будет одновременно увеличивать совокупную приспособленность его родственника. В целом генетическое родство и совокупная приспособленность могут быть ключевыми факторами в эволюции сообществ такого типа.

Возможно, что этими же причинами можно объяснить и нетерпимость к чужим детенышам, наблюдаемую у многих видов животных. У хищников, живущих группами, например у львов, убийство молодняка обычно осуществляют животные, вновь примкнувшие к группе в надежде на собственный репродуктивный успех.

Следует отметить, что у слонов и дельфинов существуют, в отличие от шимпанзе, не самцовые, а материнские кланы. Между тем, поведение их членов может быть "продиктовано" теми же социоби-ологическими закономерностями.

У многих видов животных социальные стратегии, основанные на родственных и "дружеских" отношениях между членами группы, могут считаться эволюционно стабильными (см. выше), однако нередко эти отношения бывают удивительно сложными и запутанными. Часто оказывается, что кооперация в одних сферах деятельности сочетается с довольно жесткой конкуренцией в других. Функциональная роль той или иной формы поведения, выгоды такого поведения для сообщества, пути его формирования также далеко не всегда бывают понятны.

6.5.3. ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Как следует из краткого описания социобиологического подхода, это очень популярное современное направление ставит во главу угла рассмотрение феноменологии внутригрупповых отношений в соединении с попытками установления генетического родства и теоретической оценкой вклада данной особи в генофонд следующего поколения. Можно утверждать, что сравнительное исследование организации общественного поведения у близких видов животных как один из важнейших подходов классической этологии к изучению эволюции поведения социобиологией используется недостаточно. Вместе с тем, сравнительные исследования позволяют достаточно правдоподобно описывать ход эволюционного процесса, затрагивающего общественные отношения у животных.

В связи с этим для анализа эволюции общественных отношений необходим филогенетический подход, который базировался бы не только на феноменологии поведения, но и на данных таксономии, зоогеографии, сравнительной морфологии и других зоологических дисциплин.

Перспективы формирования адекватных подходов к изучению биосоциальности подробно и аргументированно рассматривает Е.Н. Панов (1983). Существуют две точки зрения на сущность биосоциальности. В соответствии с одной из них, общественные отношения у животных возникли на определенной стадии эволюции. Все типы общественных отношений при этом рассматриваются как производные от одиночного образа жизни. В то же время анализ показывает, что такое предположение наталкивается на ряд логических противоречий. У "социальных" видов важнейшими регуляторами общественных отношений считаются системы пространственных взаимоотношений особей и особенности отношений между полами. Однако данные системы выполняют ту же функцию и у "одиночных" видов, причем различия в особенностях взаимоотношений особей в обоих случаях носят скорее количественный, чем качественный характер.

Социобиология противопоставляет (по мнению Панова, искусственно) репродуктивное разделение труда, например у общественных (эусоциальных) насекомых, всем прочим способам разделения труда и кооперации. В то же время феноменологически сходные с альтруизмом явления можно найти даже в мире простейших, например у одиночно-колониальной почвенной амебы *Dictyostelium discoideum.* Иными словами, имеет право на существование точка зрения, в соответствии с которой кооперация и социальность присущи многим формам, находящимся и на низких уровнях эволюционного развития, в связи с чем

неверно считать их вторичными по отношению к одиночному образу жизни. В виду этого основная проблема происхождения общественного поведения должна быть сформулирована не в виде вопроса "когда и как возникла биосоциальность?", а иначе: "каковы были основные пути и принципы эволюционных преобразований биосоциальности?".

Предвзятая схема "от простого к сложному" происходит из представления о несомненной целесообразности объединения особей в группы. В действительности дело обстоит намного сложнее.

По мнению многих авторов, стоящих на позициях социобиологии, зарождающаяся эусоциальность при "семейном" пути развития базируется на так называемых "коммунальных ячейках" (см.: 6.5.1). Такие коммунальные ячейки включают в себя размножающуюся пару и их детей, которые остаются с родителями на положении "помощников". В какой-то период своей жизни помощники не размножаются сами, но помогают размножающимся особям в уходе за потомством (см.: МакФарланд, 1988). Именно поэтому в работах Дж. Брауна (Brown, 1974, 1978, цит. по Панову, 1983) такого рода коммунальные объединения были взяты в качестве модели родственного отбора и этапа в становлении эусоциальности.

Однако подробный анализ фактического материала по выживаемости птенцов в семьях с помощниками и без них, а также анализ роли ряда экологических факторов, проведенный на видах, у которых встречаются "помощники", не позволяет однозначно утверждать, что они положительно влияют на совокупную приспособленность (см.: 6.5.1).

В соответствии со второй точкой зрения, Панов проводит следующий анализ. В пределах групп близких видов (страусы, сорокопуты, кулики и др.), характер различий общественных отношений несовместим с идеей непременного усложнения структуры сообщества при повышении уровня организации вида. Иными словами, во многих случаях в классе птиц наиболее необычные и интуитивно воспринимаемые как наиболее сложные репродуктивные системы обнаруживаются в тех немногих отрядах, подотрядах и семействах, которые считаются филогенетически самыми древними и примитивными. Сравнительный анализ огромного фактического материала, собранного Пановым (1983), позволил ему заключить, что помимо универсальных факторов, которые социобиология выдвигает на первый план в эволюционном процессе (совокупная приспособленность, отбор родичей и др.), существует множество других, в частности экологических факторов, также участвующих в эволюции общественных отношений и достаточно уникальных в каждой таксономической группе.

Таким образом, филогенетические данные и в целом сравнительный метод, который изначально был основным в исследованиях этологов, оказываются принципиально важными при любом подходе к изучению эволюции общественных отношений у животных разных таксономических групп.

Глава 7. РАЗВИТИЕ ПОВЕДЕНИЯ

Формирование поведения животных и птиц в онтогенезе – одна из важных глав этологии и науки о поведении в целом. В этой области проведено множество исследований, многие из них широко известны: это уникальные по тонкости работы китайского ученого, работавшего в США, Ц.И. Куо (см.: 7.4.1, а также Дембовский, 1959; Кио, 1967), в которых он проследил развитие основных рефлекторных реакций эмбриона цыпленка; это и исследования Т. Шнейрлы с учениками (Schneirla et al., 1963, Schneirla, Rosenblatt, 1963) по формированию поведения животных разных видов, в частности по развитию поведения новорожденного котенка; это классические эксперименты Г. Харлоу, показавшего важную роль контактов детеныша макака-резуса с матерью для нормального развития социального поведения этих животных. В целом ряде работ российских ученых были не только подробно описаны этапы развития поведения, но и анализировались их физиологические основы: это работы Н.Н. Ладыгиной-Коте (1935) (она проводила сравнительные наблюдения за развитием интеллектуальных способностей шимпанзе и человека), исследования, проводившиеся в лабораториях К.В. Шулейкиной (1971, 1987; Хаютин, Дмитриева, 1991), И.А. Аршавского (1982), В.Г. Кассиля (1990) и др. В этой главе онтогенез поведения рассматривается лишь в общем виде, на нескольких, ставших классическими примерах (развитие социального

поведения в онтогенезе см.: 5.3.8).

Наибольшее внимание этологов привлекает формирование разных типов поведения: в частности, в какой степени те или иные элементы поведения являются врожденными, т.е. проявляются без специального обучения, а какие приобретаются в процессе обучения или тренировки.

Результатом накопления знаний о закономерностях развития поведения у животных разных таксономических групп, а также бурной полемики середины нашего века, получившей название *"nature-nurture controversial,* было формирование современной эпигенетической концепции, постулаты которой учитывают как генетическую преформированность поведения, так и формирующую роль внешних условий.

Генетические аспекты проблемы развития поведения рассмотрены в разделе 8.5.

Известны две большие категории видов птиц и млекопитающих, различающихся по типу развития. У птиц они именуются "птенцовыми" и "выводковыми" видами, а у млекопитающих – незрело- и зрелорождающимися. Детеныши первых характеризуются большой зависимостью от родителей в первый период после рождения, тогда как потомство вторых – сразу достаточно самостоятельно и обладает значительным числом "готовых" поведенческих реакций уже в первые часы после появления на свет (рис. 7.1). В раннем детстве практически у всех видов животных существуют так называемые критические периоды, когда молодой организм для нормального хода процесса развития должен испытывать определенные воздействия среды (Хайнд, 1975; Дьюсбери, 1981; МакФарленд, 1988). Наиболее известным примером этого феномена является *запечатление, или импринтинг.*

Рис. 7.1. Зрело- и незрелорождающиеся животные. Новорожденный зайчонок (а) и крольчонок (б)

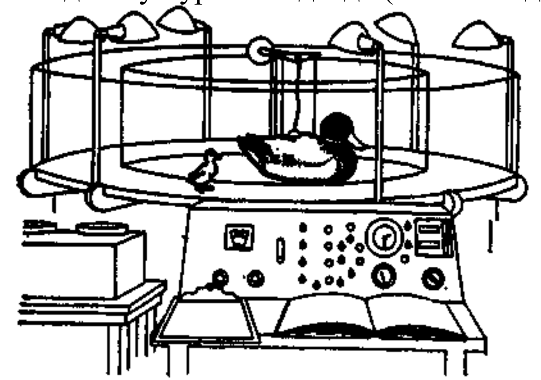


О существовании критических периодов для формирования наиболее сложных форм когнитивной деятельности обезьян свидетельствуют опыты Севедж-Рамбо (Savage-Rumbaugh, 1993; см.: 5.4).

7.1. Запечатление, или импринтинг

Импринтинг исследовали главным образом у выводковых и зрело-рождающихся видов, поскольку многие элементы поведения, "уже готовые" сразу после рождения, позволяли более надежно оценивать реакции животных. Однако сходные с импринтингом явления наблюдались и у незрелорождающихся животных, например реакция следования за матерью, хорошо известная у копытных, землероек и даже у бурого медведя (см.: Хайнд, 1975).

Рис. 7.2. Аппарат для исследования феномена запечатления (импринтинга) в лаборатории. Птенец (какого-либо вида выводковых птиц) помещается на круговую дорожку, где он может видеть модель, движущуюся с постоянной скоростью. Движение птенца можно зарегистрировать. На данном рисунке птенцу экспонируется модель утки, но вместо нее можно предъявить объект любой формы и цвета



Запечатление считается специфическим видом обучения, очень важным для формирования в онтогенезе индивидуальных адаптации (см: гл. 3). Оно заключается в том, что молодое животное или птица начинает следовать за тем животным (или предметом), которые попали в поле его внимания в первые часы после появления на свет. Как говорит об этом Д. Мак-Фарленд (1988), импринтинг – это "...совершенно неразборчивая привязанность к движущимся объектам".

Как известно, импринтинг начали изучать, наблюдая реакцию следования птенцов выводковых птиц (из отрядов куриных и гусеобразных) за матерью. Одним из первым описание

импринтинга дал английский ученый Д. Сполдинг (см.: 2.3).

К. Лоренцу принадлежит заслуга подробного и тщательного описания импринтинга на основе наблюдений за дикими гусями, выращенными человеком. Он выделил две важные особенности, которые отличают данный феномен от других типов обучения. Во-первых, этот феномен приурочен к определенному периоду онтогенеза, называемому чувствительным (или критическим). У разных видов животных и птиц он имеет разную длительность. Во-вторых, процесс импринтинга необратим. Если запечатление объекта молодой птицей или зверем произошло, то эффект этого раннего опыта практически устранить нельзя. Например, если у птенца произошло запечатление на особь другого вида, позднейшие его контакты с представителями своего вида не смогут изменить возникшей привязанности.

Считается, что существует импринтинг двух типов – *запечатление привязанности и половое запечатление.* Хотя такое подразделение несколько условно, два типа импринтинга, тем не менее, следует анализировать с помощью разных подходов.

Запечатление привязанности обычно исследуют, анализируя этоло-гические и физиологические закономерности собственно реакции следования. Наиболее часто для этого используют птенцов выводковых птиц (рис. 7.2 и 7.3).

Специальные эксперименты были проведены американским исследователем Э. Хессом (Hess, 1964). Вкратце суть приемов анализа запечатления такова. Появление птенцов из яйца происходит в темноте. Впервые они получают зрительный опыт на экспериментальной площадке, куда их можно помещать в том или ином возрасте, и где на специальной круговой дорожке им демонстрируют тот или иной объект. Объект может перемещаться с разной скоростью, так что реакция следования за ним у экспериментального птенца может быть охарактеризована количественно. Движущимся предметом может быть чучело птицы, коробка или что-либо еще. Чем ярче этот предмет окрашен, тем более сильную реакцию следования он вызывает. Упрочению реакции способствуют также звуки, которые сопровождают перемещение предмета.

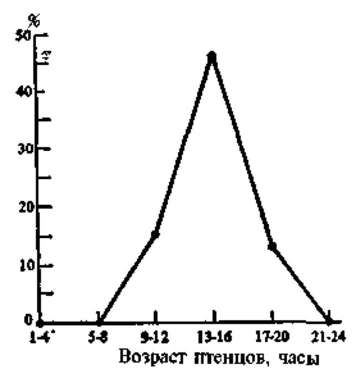


Рис. 7.3. Уровень чувствительности птенцов к запечатлению стимул-объекта По оси ординат — % птенцов, обнаруживших реакцию следования

Более подробное исследование показало, что сенсорные раздражители, которые воспринимает молодая птица, вызывают запечатление, имеющее разную "стойкость". Так, запечатление "природных" раздражителей, или "стимул-объектов", т.е. тех объектов, с которыми данный вид сталкивается в естественной среде обитания, происходит быстрее, чем искусственных. Это заставляет предполагать существование генетически детерминированной "предуготованности" к запечатлению определенных стимулов. Кроме того, запечатление искусственных, лабораторных объектов иногда оказывается непрочным. Опыты Хесса показали, что утята, у которых произошло запечатление на человека (контакт длился 20 часов непрерывно), все-таки предпочитали двигаться за живой уткой даже после короткого периода (1,5 часа) контакта с ней.

Исследование гнездового поведения уток показало, что еще до вылупления между матерью и птенцом происходит активный обмен акустическими сигналами. Это, видимо, является одним из факторов, благодаря которым импринтинг естественных стимул-объектов оказывается более прочным: маленькие утята оказываются уже "настроенными" на определенные аудиометрические характеристики материнского сигнала.

Данные лабораторных экспериментов подтвердили первоначальное положение Лоренца (см. гл. 3) о том, что существует определенный период после вылупления птенца (или рождения детеныша), в течение которого запечатление может произойти. У утят готовность к запечатлению достигает максимума в период от 13 до 16 часов жизни (см. рис. 7.3). В более ранние и в более поздние сроки предъявление такому птенцу стимул-объектов оказывается менее эффективным. Такие же периоды повышенной чувствительности, играющие важную роль в формировании поведения взрослой особи (см. ниже), обнаруживаются и у млекопитающих.

В успешности запечатления существенную роль играет специфическая зрительная активация. В лабораторных экспериментах было показано, что у цыплят, подвергнутых действию света сразу после вылупления, реактивность на предъявленные им предметы выше, чем у цыплят, содержавшихся в темноте. При содержании цыпленка в изоляции реактивность его в отношении объектов запечатления сохраняется дольше по сравнению с цыплятами, которые содержались в группах. Этот феномен объясняют тем, что в группе цыплят происходит запечатление друг друга. Наблюдения в природе подтверждают, что, например, у древесной кряквы птенцы покидают гнездо в момент пика чувствительного периода, а взаимное "импринтирование" обеспечивает их безопасность. Если непосредственно за матерью следует только часть выводка, то остальные птенцы бегут друг за другом.

В опытах английского ученого П. Бэйтсона (Bateson, 1966) было показано, что импринтинг у цыплят проходил более успешно, если объект запечатления имел ту же окраску, что и стены помещения, где они содержались до начала опыта. Полагают, что в физиологическом механизме импринтинга определенную роль играет способность птенца отличить знакомое от незнакомого. Значительная роль в работе такого механизма принадлежит видоспецифической и генетической предрасположенности к запечатлению, а также, возможно, пренатальному опыту (выше уже упоминалось о роли звуковых сигналов утки-матери в запечатлении ее облика).

Считается, что сам факт осуществления запечатления ведет к окончанию чувствительного периода, которое совпадает с началом формирования у птенца реакции страха. Это совпадение не случайно. У молодых животных и птиц состояние страха возникает при встрече их с незнакомыми объектами, и в противоположность тому, как это бывает при запечатлении, они стремятся избегать новых предметов. Можно полагать, что в основе такой "реципрокности" лежит какое-то общее звено нервных механизмов обоих процессов – запечатления и реакции избегания.

Половой импринтинг – это явление, выражающееся в том, что данное взрослое животное адресует свое половое поведение особям, контакт с которыми произошел у него в раннем периоде онтогенеза. Эксперименты показали, что запечатление привязанности и половое запечатление не идентичны и различаются, по меньшей мере, сроками наступления чувствительных периодов. Половой импринтинг исследуют как у выводковых, так и у птенцовых видов птиц. Тестирование предпочтения полового партнера проводят по достижении подопытной птицей зрелого возраста.

Для исследования полового импринтинга птицу выращивают либо с особями своего вида, но отличающимися по окраске (такие эксперименты проводили со снежными гусями, вьюрками, голубями), либо с особями других видов. У самцов и самок индюков отмечали формирование полового импринтинга на человека. Немецкий исследователь К. Иммельман в опытах с вьюрками помещал одно яйцо, например зебровой амадины, в кладку другого вида – бенгальской амадины. Воспитанный таким образом самец зебровой амадины по окончании гнездового периода содержался в изоляции вплоть до наступления половой зрелости. При тестировании такой самец все ухаживания адресовал самке бенгальской амадины, т.е. виду, к которому принадлежали вырастившие его птицы.

Половой импринтинг обнаруживает некоторую степень "обратимости". Если такого усыновленного самца принудительно соединить с самками своего вида, то в конце концов спаривание произойдет, и самец будет принимать участие в воспитании потомства. Однако если самцу еще раз дать возможность выбрать самку, то он опять выберет самку, принадлежащую к виду его приемных родителей. Хрестоматийный пример такого аномального полового запечатления – это случай, когда самец зебровой амадины адресовал ухаживание руке человека, которая его "вырастила", и игнорировал самок своего вида (рис. 7.4). У гусей и уток самцы и самки видов-воспитателей "запечатлеваются" воспитанниками по разному, причем рационального объяснения этому феномену пока нет.

Феномены, во многом сходные с запечатлением, обнаружены также у млекопитающих. Наиболее отчетливо их можно видеть у зрелорождающихся видов (по аналогии с выводковыми птицами). Это, например, копытные, а среди грызунов – морские свинки. Только что

родившийся ягненок (или козленок) будет следовать за человеком, если тот начал поить его из соски, а детеныш не имел контакта с матерью. Даже во взрослом состоянии такое животное, попав в стадо, будет реагировать на этого человека особым образом – упорно следовать за ним.



Рис. 7.4. **Самец зебровой амадины адресует ритуал ухаживания руке человека, контакт с которой был наиболее частым в чувствительный период его развития**

Таким образом, поведение взрослой особи, точнее ее взаимоотношение с сородичами, оказывается сильно видоизмененным из-за особенностей ее контактов в короткий период раннего онтогенеза.

Реакция следования как одна из важнейших адаптации раннего онтогенеза описана у бурого медведя в уникальных опытах В.С. Па-жетнова по выращиванию медвежат-сирот (Пажетнов, 1991).

В формировании поведения млекопитающих важная роль принадлежит обонянию, и в развитии запечатления привязанности важны обонятельные сигналы, полученные в раннем возрасте. Они определяют поведение взрослого животного. Показано, например, что для мышей, крыс и морских свинок привлекательнее такие половые партнеры, чей запах больше похож на запахи их гнезда.

Животноводы знают, что овца или коза, не имевшие возможности хотя бы короткого контакта с детенышем сразу после рождения, не проявят по отношению к нему материнской заботы. В некоторых случаях это даже сопровождается торможением лактации.

Запечатление привязанности и сходные с ним явления участвуют в формировании общественного поведения млекопитающих. Лучше всего изучены особые чувствительные периоды, важные для последующей "социализации", у хищных, в особенности у домашней собаки. Существование таких периодов давно известно всем собаководам-практикам и любителям. Первой обобщающей работой по генетике и развитию поведения собак была книга американских исследователей Р. Скотта и Дж. Фуллера (Scott, Fuller, 1965). Нормальные социальные контакты молодой собаки формируются в возрасте от 3 до 10 недель. Если выращивать щенков в изоляции до 14 недель, то в дальнейшем они не в состоянии нормально реагировать на сородичей. Если вспомнить проведенные в павловской лаборатории опыты С.Н. Выржиковского и Ф.П. Майорова (1933) по изолированному воспитанию щенков (см.: 2.5), то очевидно, что в таких случаях нарушенным оказывается поведение в целом, а не только способность таких животных к социальным контактам. Эти животные отличались крайней трусливостью, и выработать у них условные рефлексы, легко формировавшиеся у нормальных собак, было практически невозможно.

Такой же чувствительный период существует и для формирования нормальных контактов собаки с человеком, основа которых также лежит в особенностях видоспецифического общественного поведения этих животных.

Биологические механизмы повышенной чувствительности животных к определенному опыту в раннем онтогенезе (чувствительные периоды для импринтинга) исследуются с помощью различных современных методов.

Феномен чувствительного периода есть частный случай более общего явления – существования стадий развития организма, чувствительных к тому или иному внешнему по отношению к данной развивающейся системе воздействию. Существенно отметить, что имеется большое число экспериментальных данных, из которых следует, что действие ряда факторов на развивающийся организм вызывает у взрослых особей значительные и стойкие изменения поведения. К ним относятся стрессирующие раздражители, обеднение или обогащение условий содержания животных, кратковременное воздействие фармакологическими веществами. Изменения затрагивают способность к обучению, уровень двигательной активности и ориентировочно-исследовательских реакций.

Ранние воздействия влияют и на развитие гормональной сферы млекопитающих, в частности изменение уровней половых гормонов в пренатальный период и сразу после рождения видоизменяет половое поведение у взрослых. Максимальная чувствительность

детенышей крыс и мышей к введению половых гормонов бывает в возрасте 1–2 дней. Так, например, если в этом возрасте самку подвергнуть воздействию тестостерона, то происходит так называемая маскулинизация поведения, причем видоизмененным по мужскому типу оказывается не только половое поведение, но и уровень агрессивности таких животных.

Формирование способности к видоспецифической песне (популярный объект изучения относительной роли генов и среды в поведении, см.: 7.3.3) у многих видов птиц также связано с восприятием определенных акустических сигналов в особые периоды специфически повышенной чувствительности к ним.

Многие исследователи считают, что для проявления импринтинга как особого вида обучения очень важны врожденные предрасположенности конкретного вида. Очевидно, что, воспринимая данный стимул-объект, едва вылупившийся птенец его запоминает, т.е. происходит фиксация следа памяти. Индивидуальный опыт такого птенца (история его взаимодействия с внешней средой) поддается экспериментальному контролю: например, птенца можно содержать в темноте и показывать ему только определенные предметы в течение фиксированного времени. С помощью методов, применяемых при исследовании обучения и памяти, удалось идентифицировать участок мозга цыпленка, который активируется в результате одномоментного "акта импринтинга", а также определить условия оптимальной фиксации следа памяти.

В экспериментах, подробно описанных в монографии английского ученого Г. Хорна (Хорн, 1988), было показано, что в процессе импринтинга активируется определенная область переднего мозга цыпленка. Как известно, строение переднего мозга птиц иное, чем у млекопитающих. Из корковых структур у них имеется только гомолог старой и древней коры млекопитающих, а новая кора полностью отсутствует. Полушария переднего мозга птиц заняты образованиями ядерного типа, часть из них гомологична базальным ганглиям млекопитающих, в частности полосатому телу (corpus striatum), и выполняет те же функции, а остальные рассматриваются как функциональные аналоги новой коры.

Стриатум птиц и по морфологическим признакам, и по функции четко подразделяется на несколько отделов. Средняя (т.е. медиальная) и расположенная ближе к основанию мозга часть отдела, называемого медио-вентральный гиперстриатум (МВГ), связана с за-печатлением объекта. Это стало известно из экспериментов, проведенных с использованием ряда методов. Во-первых, проводились опыты по "расщеплению" мозга: та половина мозга, которая выключалась из работы и не получала информации о стимул-объекте, не показывала признаков активации, тогда как в работающем полушарии избирательно возбуждался МВГ. Во-вторых, избирательное участие именно МВГ в фиксации следа памяти о единичном событии – восприятии импринтируемого объекта – было доказано методом радиоавтографии. Животному вводят вещество, меченное радиоактивным изотопом, например ^{14}С-урацилом, а на радиоавтографах (отпечатках срезов мозга) оценивают включение этого вещества в РНК.

Более интенсивная активность клеток, в том числе и нейронов, сопровождается более интенсивным их мечением. Метод 2-дезок-сиглюкозы также основан на накоплении радиоактивного изотопа ^{14}Св ткани мозга: в организм вводится 2-дезоксиглюкоза, которая сначала используется клеткой как глюкоза, но не претерпевает полного метаболизма и накапливается в ней. Радиоактивный изотоп позволяет выявлять такое накопление, которое возрастает с увеличением интенсивности энергетического обмена данной клетки или данной области мозга.

Оба метода достаточно убедительно показали, что именно МВГ – это участок мозга, критически важный для осуществления импринтинга у молодых цыплят. Традиционный метод разрушения этого отдела также показал, что для запечатления необходима целостность МВГ. Спонтанная электрическая активность нейронов МВГ отрицательно коррелировала с активностью приближения к стимул-объекту при запечатлении: чем ближе к объекту запечатления – коробке – находился цыпленок, тем ниже была частота разрядов нейронов. Для нейронов других отделов мозга подобной зависимости не обнаружено. Хорн показал, что у цыплят, которые обучились приближаться к экспериментальному объекту, специфически изменялась структура синапсов МВГ, причем характер изменений был таким же, как и при

других формах обучения.

Таким образом, с одной стороны, анализ процесса импринтинга помогает исследовать физиологические и биохимические закономерности обучения и памяти. Сдругой стороны, импринтинг – это феномен, выполняющий важную функцию в жизни особи и вида в целом. Как правило, он наблюдается у видов, для которых привязанность к родителям, к семейной группе,, а также к особи противоположного пола составляет существенный аспект социальной организации. У некоторых видов чувствительный период для полового импринтинга (т.е. запечатления особей своего вида) начинается не сразу после рождения, как это бывает в случае запечатления привязанности, а позже. В работах П. Бэйтсона, проведенных на выводковых птицах разных видов, показано, что особь учится узнавать своих собратьев тогда, когда они уже приобрели признаки молодых особей данного вида (Bateson, 1966; Хайнд, 1975). Впоследствии это облегчает взаимное узнавание особей.

В соответствии с эволюционной теорией, запечатление способствует тому, чтобы родители выращивали только собственное потомство, а спаривание происходило бы лишь между особями одного вида.

7.2.

К. Лоренц о проблеме соотношения врожденного и приобретенного

Запечатление – яркий пример важнейшей роли, которую внешние воздействия, а именно специфическая сенсорная стимуляция, полученная в чувствительный период, играет в формировании видо-специфического поведения. Однако исследование соотношения роли внешней среды и врожденных задатков не ограничивается импринтингом, а затрагивает и другие проблемы.

Некоторые общие соображения о соотношении врожденных и приобретенных компонентов в эволюционных преобразованиях поведения животных были высказаны К. Лоренцом в книге "Эволюция'и модификация поведения" (Lorenz, 1965). Ученый предположил, что совершенствование поведения в эволюции может идти по двум путям.

Первый из них связан с повышением в репертуаре поведения удельного веса специализированных и жестко запрограммированных реакций типа врожденных завершающих актов. При таком типе организации поведения способность к обучению в определенной степени ограничена, а спектр приобретаемых реакций может быть относительно узким. Второй путь эволюционного совершенствования поведения – расширение возможностей индивидуальной адаптации за счет расширения диапазона возможностей другой фазы поведенческого акта – поисковой. В этом случае врожденные реакции чаще всего бывают "замаскированы" различного рода индивидуально приобретенными наслоениями.

Таким образом, по представлениям Лоренца, усиление специализации поведения, отработка жестких программ поведения, пусть даже предусматривающих широкий диапазон реакций, ограничивает возможности отдельных особей в приспособлении к новым условиям.

Эволюция по второму пути создает возможности для индивидуального приспособления к разнообразным ситуациям. Это теоретическое положение Лоренца вполне соответствовало имеющимся фактическим данным.

Показано, что эволюция поведения беспозвоночных шла в основном по пути усложнения и совершенствования фиксированных комплексов действий с жесткой внутренней программой, т.е. по первому пути. В то же время эволюция функций мозга позвоночных шла по пути повышения способности к быстрым адаптациям – за счет усовершенствования поискового поведения, т.е. за счет расширения возможностей осуществлять поведенческие акты по лабильной индивидуальной программе.

Положения Э. Майра о закрытых и открытых генетических программах являются прямым продолжением идей К. Лоренца в приложении к постулируемым генетическим программам формирования мозга и поведения (см.: Mayr, 1974; Эрман, Парсонс, 1984).

7.3.

Соотношение врожденного и приобретенного в поведении животных

Как уже упоминалось, история биологии, и в частности биологии развития (см.: 8.5), прошла этап бурных дебатов, которые получили название "nature-nurture controversion". Речь

шла о приоритете в поведенческих реакциях либо природных задатков организма, либо воспитания (врожденное и приобретенное). В настоящее время этот спор разрешен в рамках достаточно общепризнанной эпигенетической концепции, краткое изложение основных положений которой дано в разделе 8. Тем не менее отзвуки исторических дискуссий иногда обнаруживаются и на страницах специальных статей, и в учебных пособиях, в связи с чем мы приводим ниже основные этапы формирования современных взглядов на развитие поведения.

Одна из важных причин появления разногласий в определении роли врожденного и приобретенного в поведении заключалась в том, что исследователи ставили перед собой разные цели. Целью одних работ было изучение внешних, средовых влияний на поведение, цель других – изучение наследственных задатков, а также нейрофизиологических механизмов реакций организмов. Очевидно, что разные цели исследований определяли и выбор видов животных, и форм их поведения, что, естественно, могло вести к появлению достаточно контрастных результатов. Одна из причин таких контрастов – специфическая индивидуальная норма реакции разных признаков поведения.

7.3.1. НОРМА РЕАКЦИИ И РАЗВИТИЕ ПОВЕДЕНИЯ

Данные об изменчивости фенотгашческих признаков еще в начале нашего столетия заставили ученых задуматься о естественных границах таких вариаций. Наблюдая за реакциями пресноводных рачков дафний, немецкий исследователь В. Геккер сформулировал оказавшееся в дальнейшем очень плодотворным представление о "норме реакции". Нормой реакции называют пределы, в которых может изменяться фенотип без изменения генотипа (Северцов, 1981). Предел нормы реакции, ее "размах" у особей какого-либо вида зависят и от уровня его организации, и от экологических особенностей, и от признака, который интересует исследователя, а также от генотипа особи.

Согласно современным представлениям, все признаки (в том числе и признаки поведения) генетически детерминированы. Однако степень генетической обусловленности разных признаков (т.е. жесткость программы) варьирует в широких пределах.

В одних случаях развитие признака полностью контролируется внутренней программой, воздействия внешних факторов в процессе онтогенеза могут изменить его лишь в очень малой степени. В других случаях программа записана только "в общих чертах", а формирование признака подвержено разнообразным влияниям. Степень изменчивости признака в пределах, задаваемых его генетической программой, и представляет собой *норму реакции.* Как любые другие признаки, все аспекты поведения находятся под влиянием генотипа и среды. Каждый признак поведения формируется как результат взаимодействия этих двух источников изменчивости.

Возвращаясь к этологической схеме акта поведения (см.: 3.3), можно сказать, что реакции, относящиеся к поисковой фазе поведенческого акта, имеют широкую норму реакции, тогда как реакции типа завершающих актов – узкую.

Сказанное, однако, не исключает того, что норма реакции даже сходных поведенческих признаков может различаться у разных видов.

Стремление исследователей четко описать степень зависимости данного поведения от внешних влияний и/или от врожденных задатков привела их к необходимости специальных исследований этой проблемы. Очевидно, что для выяснения вопроса необходимо искусственно выращивать животных (и птиц) в условиях, где внешняя стимуляция строго "дозируется". Такие эксперименты были названы "депривационными" (от англ, deprive – лишать).

7.3.2. МЕТОД ИЗОЛИРОВАННОГО ВОСПИТАНИЯ (ДЕПРИВАЦИОННЫЙ ЭКСПЕРИМЕНТ)

Первоначально интерес этологов к выявлению условий, необходимых для развития поведения, и к наблюдениям за ним в условиях изоляции был продиктован стремлением проследить онтогенез собственно инстинктивных движений и действий, т.е. ФКД (см.: 3.2). Так. например, И. Эйбл-Эйбесфельдт, выращивая в изоляции белок и хомячков, показал, что целый ряд демонстративных движений, а также некоторые действия животных при уходе за потомством не требуют для своего появления специального обучения и являются врожденными.

Метод изолированного воспитания (депривационный эксперимент) был предложен с целью выяснить, в какой степени поведение животного может сформироваться в отсутствие привычных для данного вида внешних условий. Суть метода заключается в том, что животных выращивают в изоляции вплоть до взрослого состояния, когда можно определить, насколько спектр их поведения отличается от нормальных особей этого вида. Степень и формы изоляции достаточно разнообразны: изоляция от матери после, а иногда и до прекращения вскармливания у млекопитающих или изоляция от сверстников и других особей своего вида (например, выращивание певчих птиц в звукоизолирующих камерах, лишение их слуха и т.п.). В некоторых депривационных экспериментах животным создают так называемую обедненную среду обитания: их выращивают в очень простых клетках, лишенных большинства внешних стимулов, обычных для животных данного вида. Типичным примером обедненной среды является содержание лабораторных грызунов в обычных клетках. Для "обогащения" среды их обитания исследователи помещают туда лесенки, тоннели, полки, предметы для манипулирования и т.д.

Первоначально предполагалось, что депривационный эксперимент может определить, является ли тот или иной компонент поведения врожденным или для его развития необходима какая-то степень влияния внешних факторов. Примерами могут служить упоминавшиеся выше исследования (см.: 2.2.4) по изолированному воспитанию бобрят (опыты Ф. Кювье) и выращивание птенцов ласточек в тесных клетках (см.: 2.3). Сюда же можно отнести эксперименты сотрудников лаборатории И.П. Павлова – С.Н. Выржиков-ского и Ф.П. Майорова (1933) (см.: 7.1). Эти исследователи сравнивали поведение щенков двух групп – воспитанных на свободе и выращенных в "тюремных", по выражению Павлова, условиях, где они были лишены воздействия большей части раздражителей, с которыми сталкиваются щенки в условиях нормального развития. У выращенных в условиях изоляции животных были нарушены реакции на большинство внешних раздражителей и развивалась патологическая трусость.

Депривационный эксперимент особого рода провели Г. Харлоу и его коллеги (Harlow, 1963). Изначально этого ученого интересовала проблема роли индивидуального опыта в формировании у макаков-резусов способности к сложным формам обучения, например установки на обучение. Для возможно более полного контроля стимулов, действующих на детеныша, последних разлучали с матерями и выращивали в изоляции с использованием "суррогатных" матерей – проволочных муляжей, к которым прикреплялась бутылочка с молоком.

Довольно скоро после начала эксперимента стало ясно, что такой "проволочной матери" детенышу макака-резуса явно недостаточно. Маленькие обезьянки отставали в развитии, а в их поведении наблюдались аномалии. Для компенсации дефицита контакта с матерью обезьянкам стали предлагать и другие муляжи, но уже обтянутые мягкой тканью. Даже если бутылочка с молоком бывала только на проволочной "матери", большую часть времени детеныш проводил в контакте с матерчатой моделью.

Рис.7.5. Изолированный от матери детеныш макака-резуса пьет молоко из обеих бутылочек, закрепленных как на проволочной, так и на "мягкой" суррогатных "матерях", однако больше времени он проводит на "мягкой" матери, прижимаясь к ее поверхности

Продолжая наблюдать за такими животными, Харлоу заметил, что детеныши, лишенные в детстве контактов с матерью, в дальнейшем слабо, а часто и аномально взаимодействовали со сверстниками и другими особями своего вида. Кроме того, самки из числа выращенных с суррогатными матерями животных, и для собственных детенышей оказывались плохими матерями. Они не уделяли им того внимания и заботы, которые в норме свойственны этим обезьянам. Знаменитые опыты четко продемонстрировали сложный характер процесса формирования поведения и большую роль взаимодействий мать-детеныш для "раскрытия" видоспецифи-ческих возможностей поведения: свойственный виду сложный набор реакций и навыков материнского поведения может сформироваться только при условии

получения в детстве реального опыта материнской заботы (см.: Хайнд, 1975).

7.3.3. ФОРМИРОВАНИЕ ПЕНИЯ ПТИЦ

Одной из моделей, успешно использованной для исследования формирования поведения и проблемы соотношения врожденного и приобретенного у разных видов птиц было становление их видоспе-цифической песни (Alcock, 1989).

Следует сразу заметить, что видоспецифическая песня развивается по-разному. Например, у зяблика *(Fringilla coelebs)* для развития "полной" песни необходимо, чтобы молодой самец не только прослушал ее в определенный чувствительный период, но имел бы возможность "практиковаться" в самостоятельном пении в более позднем возрасте (см. ниже). В то же время для развития песни, например, паразитических воловьих птиц *(Mololrus sp.)* прослушивание песни самца своего вида необязательно, молодые самцы начинают петь без соответствующего опыта в какой-либо из периодов онтогенеза.

Для выяснения вопроса о роли опыта и врожденных задатков в появлении видоспецифической песни у птиц был с успехом применен метод изолированного воспитания (депривационный эксперимент). Он показал, что не только появление видоспецифической песни птиц, но и степень сложности ее "структуры" (число колен, ритмический рисунок) в разной степени зависят от возможности слышать пение других птиц (т.е."слухового опыта"), а также от опыта общения с особями своего вида. В монографии Хайнда (1975) можно найти подробную сводку таких экспериментов, проведенных в 50– 60-е годы, т.е. в период наибольшего интереса к этой проблеме. Выяснилось, например, что птенцы серых славок *(Sphenoeacus corn-munis),* выращенные в изоляции от других особей своего вида в звуконепроницаемых камерах, став взрослыми, имеют в своем репертуаре все типы видоспецифических песен, причем порядок их возникновения был одинаков у всех особей.

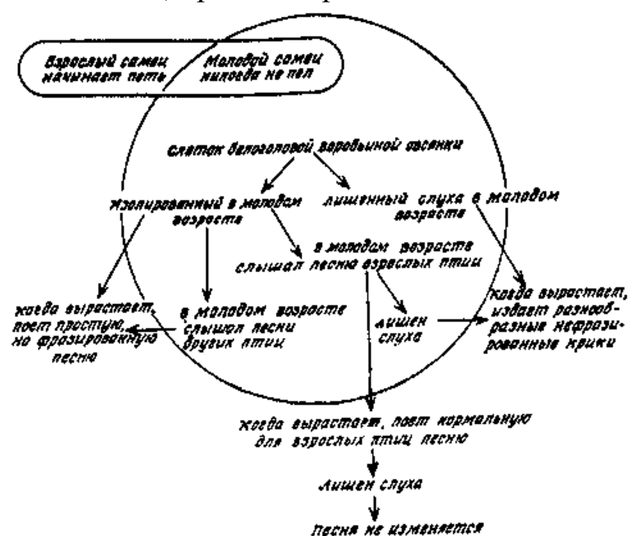


Рис. 7.6. Схема вариантов развития песни белоголовой овсянки *Zonotrichia leucophrys* при экспериментальных вмешательствах в процесс ее формирования

На рис. 7.6 приведена схема сложных экспериментов по влиянию раннего опыта на формирование видоспецифической песни у американской белоголовой овсянки.

7.3.4. ВОЗМОЖНОСТИ И ОГРАНИЧЕНИЯ ДЕПРИВАЦИОННОГО ЭКСПЕРИМЕНТА

В целом данные по выращиванию животных разных видов в изоляции показали, что одни компоненты поведения развиваются в известной степени "автономно" от внешних воздействий (например, ФКД – фиксированные комплексы действий), а другие – пластичные реакции индивидуальной адаптации – могут формироваться только при наличии соответствующих раздражителей, "направляющих" развитие таких адаптации. Пример автономного развития поведения дает исследование Дж. Фентресса (Fentress, 1974) по формированию движений умывания – "груминга" – в онтогенезе мыши. Новорожденным мышатам ампутировали дистальные части передних конечностей и регистрировали на кинопленку становление реакции

груминга. Несмотря на отсутствие кистей передних лап у таких животных движения предплечья и плеча в соответствующий период развития появились, однако наиболее удивительным было то, что одновременно с "умывательными" движениями конечностей появилась и реакция век в момент приближения лапы к глазу (хотя она не могла его коснуться, так как была укорочена ампутацией), он закрывался, как бы "оберегаясь" от инстинктивно ожидаемого, но несостоявшегося контакта с лапой. Этот опыт также является примером депривационного эксперимента, который доказал, что для формирования указанных движений сенсорные раздражения и опыт выполнения реакции не нужны.

Наиболее важным результатом исследований по выращиванию животных в изоляции стало понимание того, что планирование подобных опытов должно базироваться на тонком знании биологии данного вида. Планируя депривационный эксперимент, исследователь должен знать, что четкий результат он может получить только при условии выполнения ряда требований. Рассмотрим их подробно.

1. По своему предназначению депривационный эксперимент по зволяет лишь однозначно констатировать, что данная форма поведе ния не зависит от влияния факторов внешней среды. Если же ис следование показало, что какой-то акт поведения не проявился у животного, выращенного в изоляции, то это еще не значит, что он проявляется только в ответ на средовые воздействия и не имеет врожденной основы. Специальные исследования показали, что многие инстинктивные реакции требуют для своего "запуска" воз действия специфического для данного вида животных раздражите ля. Отсутствие такого раздражителя в условиях депривационного эксперимента может стать причиной того, что поведенческий акт не проявится, несмотря на наличие его "врожденной" основы – гото вой генетической программы развития, не требующей воздействия других факторов внешней среды (например, см.: 7.5.3).

2. Начиная эксперимент, исследователь должен заранее возможно более полно представлять себе весь спектр видоспецифических реак ций данного животного (этограмму). Следует обращать внимание и на патологические симптомы поведения, связанные, например, с отсутствием общения с особями своего вида. Так, в экспериментах О. Хейнрота птицы (совы, куропатки), выращенные людьми, ока зались неспособными к размножению. Это объясняется тем, что в детстве, в критический для формирования социальных привязаннос тей период у них отсутствовал опыт общения с родителями (см.: 7.1, о половом импринтинге), поэтому, став взрослыми, они не смогли опознать особей своего вида.

При проведении депривационного эксперимента необходимо концентрировать внимание на закономерностях формирования какой-то одной, заранее выбранной формы поведения, учитывая одновременно возможность разнообразных влияний на нее. Важность этого положения подтверждают результаты опытов В. Рисса (Riess, 1950). Допущенные им методические ошибки привели к неправильной трактовке данных. Рисе поставил задачу проанализировать, насколько независим от средовых воздействий комплекс движений, совершаемых крысой при постройке гнезда. Наиболее важным фактором автору представлялось лишение крыс опыта манипулирования предметами, а влияние на поведение новизны обстановки оказалось вне сферы его внимания. Рисе выращивал крыс в изоляции с 21-го дня жизни. Крысы жили в пустой проволочной клетке и питались порошкообразным кормом, так что им никогда не приходилось манипулировать предметами. Затем, когда их перевели в новую обстановку, т.е. в специальную камеру, со стенок которой свешивались бумажные полоски, ни одна из них не строила гнезда. Крысы лишь разбрасывали бумагу по клетке. Когда выращенные таким образом самки рожали детенышей, они плохо кормили их, а когда крысята расползались, плохо собирали их в гнездо (характерный элемент материнского поведения крыс), в результате чего 75% потомства погибло.

На этом основании Рисе заключил, что гнездостроительное и материнское поведение крыс было нарушено из-за отсутствия опыта манипулирования твердыми предметами.

На методическую неточность опытов Рисса указал И. Эйбл-Эйбесфельдт (см.: Lorenz, 1965), который повторил его эксперименты. В его опыте крысы были выращены так же, как и у Рисса, однако тестирование их проводили не в новой клетке, а в той, где они выросли. Все животные, у которых в клетке было постоянное место для сна (а их было около трети), и

которым давали бумагу, немедленно начинали строить в этом месте гнездо (рис. 7.7).

Другие крысы пытались приступить к постройке гнезда, предварительно побродив по клетке. Автор полагает, что затруднение с выбором места для гнезда было связано с простотой и однообразием среды. Если небольшую часть клетки отделяли перегородкой, то в этом случае все воспитанные в изоляции крысы строили гнезда за перегородкой. Это позволяет заключить, что в экспериментах Рисса крысы не строили гнезд не потому, что не могли производить соответствующих действий, а потому, видимо, что боялись новой обстановки, не успевали с ней освоиться и выбрать место для сна.

Специфические фиксированные комплексы действий – гнездострои-тельные движения у крыс экспериментальных и контрольных групп были одинаковыми и, по-видимому, имели врожденный характер. Для их осуществления взрослым крысам не требуется раннего опыта манипулирования твердыми предметами, хотя исходно предполагалось, что подобный опыт необходим. Таким образом, причиной ошибочного вывода в работе Рисса был недостаточный контроль за изменением другого важного для животных внешнего фактора – степени новизны обстановки.

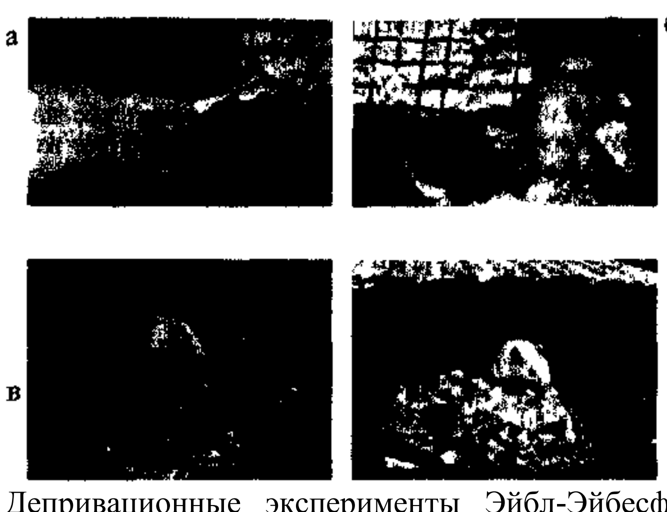


Рис.7.7. Белая крыса, впервые строящая гнездо в своей домашней клетке. И использование гнездового материала, и собственно конструкция гнезда не отличаются от таковых у животных, имеющих соответствующий опыт *(по Eibl — Eibesfeldt, 1977)*

Депривационные эксперименты Эйбл-Эйбесфельдта показали, что в формировании некоторых других аспектов гнездостроительно-го поведения важную роль играет обучение. Если все животные охотно и сразу используют для постройки гнезда мягкую бумагу, то к использованию другого, потенциально годного для постройки гнезда материала – соломинок, – они приучаются постепенно.

Таким образом, метод изолированного воспитания, или лишение (цепривация) животного воздействий определенных внешних факторов, давший много интересной и ценной информации по развитию определенных форм поведения, необходимо использовать с учетом особенностей видоспецифического поведения животных.

7.4.

Видовая предрасположенность к некоторым видам обучения

Врожденное и приобретенное поведение с наибольшей очевидностью дифференцируются при анализе процесса обучения, особенно процесса приобретения навыков в естественных условиях жизни вида.

Этологи показали, что "приобретенное" поведение – обучение и другие виды взаимодействий со средой – имеют в ряде случаев избирательность. В настоящее время существует много данных об избирательных свойствах способности к обучению. Одним из первых на это обратил внимание У. Торп (Thorpe, 1963). В его опытах птенцы зябликов, выращенные в изоляции от сородичей, но контактировавшие с птицами других видов, из всех слышанных ими песен усваивали ту, которая более всего была похожа на песню их вида.

Интересный пример избирательной способности, "предуготовлен -ности" к обучению определенного типа, – поведение кулика-сороки. Эта птица, обитающая на побережье, по форме тела и окраске действительно напоминающая сороку, специализирована на питании моллюсками. "Инструментом" для раскалывания раковин служит характерный для птиц длинный и крепкий клюв. Уже в первый день после вылупления из яйца птенцы в более или

менее точной форме выполняют соответствующие комплексы действий, характерные для этого вида при раскалывании раковины. Пока клюв птенцов не станет твердым, их кормят родители. В этот период происходит своеобразное "совершенствование" и оформление пищедобывательного поведения за счет следующих видов обучения: 1) образования у них условного рефлекса на моллюсков определенного вида;

2) тренировки способности отделять тело моллюска от раковины;

3) подражания родителям в способе открывания раковины – с брюшной или со спинной стороны, так как потенциально птенцы готовы к использованию обоих способов.

Используя генетические термины, можно сказать, что в генотипе этого вида зафиксирована не только "программа врожденных действий", но и "инструкция" по способам индивидуального приспособления особи. Сама возможность осуществления некоторых видов обучения, т.е. того, "что" и "как" будет выучиваться, предопределена достаточно узкой нормой реакции. Такое предопределение может быть специфично для вида, и большинство видов действительно "запрограммировано" на обучение своим собственным способом.

Был продемонстрирован также генотипический контроль общей способности к обучению. Он рассматривается в главе 8.

7.5.
Примеры развития поведения у птиц и млекопитающих

7.5.1. ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ КУО

Виртуозные опыты знаменитого эмбриолога Ц.Я. Куо (Kuo, 1967) позволили тщательно исследовать развитие движений у эмбриона цыпленка. Через проделанные в скорлупе куриного яйца "окошки" он мог наблюдать сначала появление, а затем модификацию движений эмбриона. Характер движения зависел от формы и относительного размера соответствующих органов движения, а также от сокращения амниотической оболочки и движений желточного мешка, обеспечивающих эмбрион механической стимуляцией. Кроме того, источником непрерывной стимуляции частей тела развивающегося цыпленка была его собственная активность.

Куо описал, как, по его мнению, у цыпленка постепенно формируются клевательные движения. На ранних стадиях развития голова нередко соприкасается с грудью, поднимаясь и опускаясь пассивно, синхронно с сокращениями сердца. Через несколько суток появляются активные кивки головой, которые можно рассматривать как условнорефлекторную реакцию на соприкосновение груди и головы. Вскоре движения головы возникают в ответ на более широкий диапазон раздражителей, таких как давление желточного мешка или прикосновение к голове пальцев ног. Приблизительно тогда же при кивательных движениях головы начинает открываться клюв. К 17-м суткам голова становится значительно подвижнее, время от времени цыпленок ее поднимает и вытягивает шею вперед, открывая и закрывая клюв. Таким образом, еще в яйце появляются элементы клевательных движений.

Ряд ученых рассматривали эти данные как доказательство необходимости обучения (или тренировки) даже для таких реакций, которые обычно считаются врожденными.

7.5.2. РАЗВИТИЕ ПОВЕДЕНИЯ ПТЕНЦОВ В ГНЕЗДОВОЙ ПЕРИОД

Вышеприведенные сведения о роли средовых и генетических факторов при анализе становления той или иной формы поведения важны не только сами по себе, а как подход, позволяющий более или менее успешно интерпретировать данные, полученные в опытах на разных видах животных и птиц: межвидовые сравнения поведения всегда должны учитывать возможные различия и в чувствительности поведения к средовым влияниям.

Труднее всего проанализировать развитие поведения и формирование видоспецифических реакций, возникающих в ответ на внешние стимулы у незрелорождающихся видов. Однако существуют примеры успешного анализа онтогенеза поведения как у млекопитающих, так и у птиц.

Так, ученик К. Лоренца П. Лейхаузен исследовал формирование охотничьего поведения кошек (см.: 7.5.3). С.Н. Хаютин и Л.П. Дмитриева (1991) смогли описать ранний онтогенез поведения такого "птенцового" вида, как мухоловка-пеструшка *(Ficedula hypoleuca).* Формирование пищевых и оборонительных реакций у птенцов мухоловки-пеструшки они

наблюдали параллельно с проведением динамических электрофизиологических исследований ряда структур мозга. В конечном итоге было показано, что созревание сенсорных систем и формирование адаптивных реакций протекают синхронно и, с одной стороны, четко зависят от сенсорной стимуляции, а с другой – показывают жесткую "канализацию" в соответствии с видоспецифической программой.

Первая реакция птенцов мухоловки-пеструшки самого раннего возраста – пищевая: шея вытягивается и широко раскрывается клюв. Первые 5 суток жизни, до раскрытия глаз, реакция вызывается рядом звуковых раздражителей. Сначала это может быть любой звуковой сигнал достаточной громкости. В естественных условиях такими сигналами служат шум от прилетевшей взрослой птицы (удар лап по летку и звук от соскакивания ее на край гнезда), а также особый акустический "пищевой сигнал" родителя. На 5–6-й дни жизни у птенцов раскрываются глаза. Теперь спектр сенсорных сигналов, вызывающих пищевую реакцию, расширяется. Ведущим сигналом становится изменение освещенности при закрывании отверстия летка прилетевшим родителем.

Одновременно с раскрытием глаз и изменением модальности "пускового" стимула усложняется поведенческий репертуар птенцов. С этого времени в ответ на видоспецифический сигнал тревоги, который издают взрослые птицы, находящиеся вне гнезда, у птенцов хорошо выражена пассивно-оборонительная реакция. Она заключается в подавлении звуковых сигналов птенцов и торможении двигательной активности (затаивании) в течение всего времени действия сигнала. С 8–9-го по 13-й дни пищевая реакция птенцов на изменение освещенности сохраняется, но теперь она направляется и поддерживается перемещением силуэта взрослой птицы. Птенцы поднимают голову с широко раскрытым клювом не вертикально вверх, как это было вначале, а в направлении головы взрослой птицы, активно реагируя на ее клюв и выдергивая из него корм. Следуя традиционной терминологии высшей нервной деятельности, эту реакцию уже можно назвать пищедобывательной.

В специальных экспериментах авторы показали, что в организации этого поведения принимают участие и пусковой стимул – изменение освещенности, и направляющий стимул – перемешающийся силуэт родителя.

На заключительном этапе гнездовой жизни в возрасте 13–15 дней появление пищевой реакции уже не зависит от того, предшествует ли кормлению кратковременное изменение освещенности. В этот период пищедобывательная реакция возникает только в ответ на движение прилетевшего родителя.

Двигательная активность птенцов в период от вылупления до вылета из гнезда также претерпевает закономерные изменения. В гнезде мухоловки-пеструшки существуют разные зоны. Есть зона, в которой находится взрослая птица, и зона, в которой птенец получает пищевое подкрепление от родителей. Вероятность возникновения специфической пищевой реакции в ответ на пусковой стимул строго зависит от зоны, в которой находится птенец в момент прилета родителей с кормом, причем наиболее отчетливо – в период с 3-го по 8-й дни жизни.

В то же время на протяжении гнездовой жизни все птенцы получают равные объемы пищи: равное число кормлений каждого из птенцов обеспечивается их равномерным перемещением в гнезде. Циклический характер этого перемещения наблюдается с 3-го по 6-й дни жизни, т.е. до раскрытия глаз. Полный цикл перемещения – от зоны с максимальной вероятностью получения пищи через все последующие опять к этой же зоне, занимает в среднем 40–50 минут. Анализ электромиограмм показал, что после кормления движения птенца активизируются, и из "оптимальной" зоны он перемещается в соседнюю. Именно благодаря этой циклической активности очередной раз пищу получает самый голодный птенец.

Информация о развитии поведения была подтверждена в электрофизиологических экспериментах. Реактивность нейронов переднего мозга к акустической стимуляции развивалась параллельно с формированием поведения и созреванием сенсорных систем. Этот параллелизм в формировании поведения подтверждает современную эпигенетическую концепцию (см.: 8.5). Мы видим, что как видоспеци-фическое врожденное "оснащение", так и сенсорная стимуляция, развитие восприятия которой также организовано в соответствии с

врожденной программой, одинаково важны и необходимы для нормального развития поведенческих реакций.

7.5.3. СООТНОШЕНИЕ ВРОЖДЕННОГО И ПРИОБРЕТЕННОГО В ФОРМИРОВАНИИ РЕАКЦИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Большинство ранних исследований поведения традиционно проводилось либо на беспозвоночных животных (например, на осах и пчелах), либо на рыбах и птицах. Это объясняется четкостью и "демонстративностью" многих проявлений инстинктивного поведения у животных данных групп. В то же время практически все исследования процессов обучения – физиологических механизмов формирования временной связи, свойств восприятия, и роли отдельных структур мозга в обучении – проводились и проводятся преимущественно на млекопитающих, поскольку пластичность их поведения, т.е. способность модифицироваться под влиянием широкого спектра факторов, значительно выше, чем у многих других животных. Именно высокая пластичность нередко маскирует (и видоизменяет) проявления инстинктивного поведения млекопитающих.

Долгие годы существовал разрыв между этологическими исследованиями поведения рыб, птиц и насекомых – с одной стороны, и поведения млекопитающих – с другой. Это противоречие постепенно сглаживается благодаря расширению круга работ по этологии млекопитающих. Такие исследования часто оказываются превосходной иллюстрацией к представлениям о соотношении врожденных и приобретенных компонентов в поведении.

Ученик К. Лоренца, немецкий исследователь П. Лейхаузен (Ley-hausen, 1979), изучал этологию семейства кошачьих и одним из первых привлек внимание к этой проблеме. Ученый исследовал, в частности, последовательность движений животного при нападении на добычу.

Сравнивалась последовательность таких движений у животных следующих групп:

а) у представителей разных родов и видов семейства кошачьих, от личающихся друг от друга как по особенностям приспособления к условиям жизни (по экологии), так и по общему уровню эволю ционного развития: существуют виды, которые имеют и более примитивные черты анатомического строения, и невысокую спо собность к адаптации; в то же время ряд других видов имеет "про грессивные" черты в строении и более высокий общий уровень организации;

б) у животных разного возраста, поскольку ряд поведенческих реак ций проявляется только после созревания соответствующих структур мозга;

в) у животных, имеющих разный опыт проявления соответствую щей формы поведения;

г) у животных, содержащихся в условиях изоляции или в сообщест ве сородичей.

Анализ полученных результатов показал, что, несмотря на сложность изучаемого явления, из целостного поведенческого акта млекопитающих в принципе можно вычленить элементарные субъединицы.

Сравнительный анализ. Все изученные Лейхаузеном представители семейства кошачьих характеризуются тем, что убивают жертву, нанося ей "смертельный укус" в области шеи, который повреждает спинной мозг и вызывает практически мгновенную смерть. Смертельный укус оказывается заключительным актом последовательности движений кошки при ловле добычи. Кроме того, это и завершающий акт в этологическом понимании структуры поведенческого акта, т.е. фаза, следующая за поисковым поведением, высокопластичным и изменяемым в соответствии с индивидуальным опытом (см. гл. 3). Наличием смертельного укуса кошачьи отличаются от других хищников. Это свойство кошек автор объясняет анатомическими особенностями расположения, а также формой клыков.

Эффективность нанесения смертельного укуса обеспечивается сложными поведенческими реакциями, которые характерны для многих видов этого семейства.

Поскольку семейство кошачьих – одно из наиболее высокоразвитых в отряде хищных, Лейхаузен полагает, что смертельный укус следует считать относительно поздним эволюционным "приобретением". В связи с этим необходимо коснуться этологической концепции "родового" поведения, т.е. особенностей поведения представителей ряда видов, принадлежащих к одному зоологическому роду. Эта концепция родилась из результатов

экспериментов немецкого ученого А. Хааса (см.: 8.2), который исследовал поведение шмелей в аномальной обстановке. В фиксированном комплексе действий он обнаружил движения, свойственные и более примитивным, и более высокоорганизованным видам данного рода насекомых. Хаас по-новому интерпретирует эти данные, отмечая, что животное определенного вида потенциально обладает всем разнообразием поведенческих реакций, свойственных данному роду, но повседневно ("в норме") использует лишь определенную их часть, которая и считается видоспецифической. В неблагоприятной или необычной обстановке животные, испытывая возбуждение, как бы "вспоминают" более полный набор стереотипов поведения и, пополняя свой запас, далее начинают "экспериментировать", чтобы выбрать тот из стереотипов, который в большей степени соответствует данной ситуации. Концепция Хааса остается в основном умозрительной, однако его эксперименты несомненно свидетельствуют о наличии в нервной системе некоторых видов животных возможностей для осуществления стереотипов поведения, не свойственных виду в привычных условиях жизни.

У кошачьих, как упоминалось, смертельный укус является относительно новым эволюционным приобретением, и в случае нарушения стереотипного течения событий во внешней среде вместо него появляются более примитивные, эволюционно более старые способы нападения на добычу. Так, например, известны эксперименты с молодыми кошками разных видов, которым впервые предоставили возможность поохотиться на живую добычу самостоятельно, и со взрослыми кошками, имеющими опыт охоты, но которым была дана возможность поймать ранее им незнакомую добычу. Во всех случаях кошка не прибегала к смертельному укусу, а нападала на жертву многократно, быстро кусая ее и отскакивая, т.е. убивала жертву не сразу, а постепенно, подобно тому, как это делают, например, некоторые куницы.

Онтогенез. Формирование последовательности действий, заканчивающейся смертельным укусом, у молодой кошки происходит постепенно. Отдельные координированные компоненты, входящие в его состав, например открывание и закрывание рта, появляются, естественно, очень рано. В дополнение к этому необходимо, чтобы голова хищника была "правильно" ориентирована по отношению к жертве, требуется также значительная физическая сила.

Обычно внешний вид добычи сам по себе не возбуждает молодое животное настолько, чтобы "исполнить" смертельный укус в полную силу. Ему обязательно должна предшествовать предварительная активация. Обычно это происходит в ходе конкурентной борьбы за добычу с матерью и сибсами. Такая игровая конкуренция вызывает якобы внезапное появление смертельного укуса. В дальнейшем он может проявляться уже в разных ситуациях.

Если мать не приносит котятам живую добычу в критический период развития – между 6-й и 10-й неделями жизни, то в дальнейшем ее выросшее потомство не убивает жертву с помощью смертельного укуса, а если обучается этому, то с большим трудом. Очень возможно, что происходящие при этом процессы имеют нечто общее с процессом запечатления (см.: 7.1), т.е. с быстрым избирательным формированием некоторого комплекса действий и последующим облегченным его проявлением.

Анализ экспериментальных данных показал Лейхаузену, что существенных различий в общей схеме проявления смертельного укуса между котятами и взрослыми кошками нет. Однако порог раздражения, которое может спровоцировать появление смертельного укуса, у взрослых кошек оказывается выше, чем у котят.

Нейрофизиологическая основа смертельного укуса. Приведенная выше чисто этологическая "качественная" интерпретация смертельного укуса получает подтверждение в специальных экспериментах. Лейхаузен (Leyhausen, 1979) описывает нейрофизиологические опыты, выявившие существование четкого, самостоятельного физиологического механизма стереотипа смертельного укуса. Разрушения определенных участков среднего мозга по-разному влияли на проявление смертельного укуса и укусов другой природы. Разрушения других ядер так изменяли пороги этого акта, что он легко провоцировался прикосновением к верхней губе животного (в норме этого, естественно, не бывает). Другие разрушения ствола вызывали спонтанное нападение кошки на добычу, однако чувствительность к прикосновению при этом оставалась нормальной.

Было продемонстрировано, что электрическое раздражение участков гипоталамуса провоцировало не только смертельный укус, но и связанное с ним поисковое поведение. Раздражая эту область, можно заставить кошек, в норме вообще не нападающих на добычу, не только убивать ее, но и обучаться отыскивать ее перед этим в Y-образном лабиринте. Другими словами, электрическое раздражение играет роль дополнительной стимуляции в том смысле, как это упоминалось в отношении молодых животных. Подобная стимуляция была настолько сильной, что голодавшая перед этим двое суток кошка, только начав есть, с началом раздражения прекращала еду и бежала искать добычу в лабиринте.

Таким образом, потребность убить добычу активируется у кошки раздражением мозга. Это, в свою очередь, мотивирует поисковое поведение, а в него включаются некоторые новые элементы, что помогает ей приспосабливаться к конкретной обстановке.

Возникает еще один интересный вопрос: почему нормальные кошки, которые уже умеют наносить смертельный укус, начинают использовать его при охоте, тогда как кошки, у которых смертельный укус отсутствовал, но был вызван электрическим раздражением, далее этого делать не могут?

Было обнаружено, что независимо от того, умеет или не умеет кошка наносить смертельный укус, они по разному относятся к убитой добыче. Кошки, которые никогда не ели убитых животных до того, как сами убили ее в первый раз, в дальнейшем убивают добычу так же быстро, как и контрольные, чья твердая пища состояла целиком из убитых животных. Кошек, убивающих добычу вследствие раздражения мозга, можно специально обучить ее поедать, но далеко не всегда это бывает успешным. Если кошка не научилась есть добычу, она перестанет ее убивать. Итак, чтобы кошка продолжала нападать и убивать добычу, она должна уловить связь между укусом и обеспечением себя пищей, иначе без подкрепления (утоления чувства голода) эта связь угаснет.

Совершенствование ориентации смертельного укуса. Изначально этологи полагали, что ориентация животного при осуществлении смертельного укуса имеет врожденную природу. Однако анализ ориентации кошки в этот момент в разные возрастные периоды показал, что называть ее просто врожденной было бы неверно. По наблюдениям Лейхаузена, естественное углубление на контуре тела животного-жертвы, которое имеется в области шеи, является направляющим раздражителем. Оказалось, что выросшие в изоляции от сверстников детеныши разных видов кошачьих сначала не различают верхней, нижней и боковой сторон шеи жертвы и наносят ей укус достаточно случайно, но даже первый укус обычно бывает успешным, так как кошка хватает жертву "правильно", т.е. в диагональном направлении. После первого успеха она больше не боится добычи и не отскакивает при ее движении. Далее после серии достаточно удачных укусов за шею, кошка начинает чаще хватать добычу за шею сбоку или снизу. При этом жертва, сопротивляясь, может повреждать лапами ее морду. Если кошка хватает добычу слишком далеко сзади, то жертва, повернувшись, может укусить ее. Раны на носу, губах и веках неопытной кошки – обычное следствие этого. Так продолжается до тех пор, пока кошка не поймет, что только укус в верхнюю часть шеи ведет к удаче. Совершенствование ориентации смертельного укуса можно проследить как у котят, так и у взрослых особей, не имевших опыта нападения на добычу. Развитие ориентации смертельного укуса – четкий пример поведенческого акта, который имеет несомненно врожденную основу, но оказывается биологически целесообразным только в результате модификаций, привносимых в него индивидуальным опытом животного.

Соотношение врожденных и приобретенных компонентов в реакции нападения на добычу у кошек. Итак, у представителей семейства кошачьих настоящее умение наносить смертельный укус совершенствуется постепенно. На первых этапах его формирования животные ограничиваются врожденными инстинктивными движениями, но постепенно заменяют их приемами и движениями, приобретаемыми в процессе обучения. При этом приемы использования зубов и челюстей, различных движений при подкрадывании и затаивании, направленных на выбор наиболее удобной позиции для осуществления смертельного укуса, характеризуются значительной изменчивостью.

Все это, однако, не означает, что происходит "трансформация инстинктов через опыт", как

иногда считают. Врожденные фиксированные комплексы действий остаются в чистой форме и функционируют бок о бок с действиями, формирующимися в процессе обучения.

Лейхаузен показывает, что с момента, когда кошка прыгает для осуществления смертельного укуса, управление поведением осуществляется чисто автоматически. Если в этот момент жертва исчезнет из поля зрения или переместится, кошка не сможет изменить своих действий, потерпит неудачу и должна предпринять новую атаку. В противоположность этому действия, формирующиеся в процессе обучения, характеризуются высокой пластичностью и при выполнении корректируются на основе экстероцепции. Таким образом, инстинктивные движения не становятся лишними с параллельным появлением других движений, формирующихся в онтогенезе для осуществления одной и той же цели. Следует еще раз отметить, что у животных не происходит видоизменения инстинктов. Можно сказать, что на базе инстинктивной программы строится новая система поведенческих актов, которая помогает приспосабливаться к различным внешним условиям.

В этой главе рассмотрена только небольшая часть проблем, связанных с формированием поведения животных в процессе индивидуального развития. Как уже упоминалось, проблема соотношения врожденных задатков и воспитания в настоящее время уже не стоит в ряду дискуссионных.

Накопление информации об особенностях развития поведения животных разных видов, успехи генетики поведения и генетики развития позволили сформулировать ряд общих правил, помогающих определять относительную роль того и другого компонента в формировании конкретного поведенческого акта. Эти правила базируются на знании особенностей поведения данного вида животных, степени жесткости, или, наоборот, пластичности основных компонентов его поведения, а также иногда на прямой информации о генетическом контроле особенностей поведения (см.: 8.5).

В настоящее время основное внимание исследователей приковано к аналитическому описанию последовательных фаз формирования поведения у разных видов и исследованию физиологических процессов, происходящих в критические периоды. Углубленный анализ формирования поведения соприкасается также с генетическими исследованиями поведения, часть которых будет описана в главе 8.

Глава 8. ГЕНЕТИКА ПОВЕДЕНИЯ

8.1.

Генетика поведения. Предмет науки

О возможности передачи особенностей поведения от родителей к потомкам было известно давно, поскольку при разведении сельскохозяйственных и домашних животных человек не только видел своеобразие их поведения, но и научился получать желаемые комбинации признаков поведения у новых пород. Наиболее отчетливые межпородные различия в поведении известны у собак.

Время существования научной дисциплины принято отсчитывать от появления первого исследования в этой области. Описанное в 1913 г. американской исследовательницей Дцой Иеркс наследование комплекса злобности, пугливости и дикости у крыс *(Rattus пог-vegicus)* – первая экспериментальная работа по генетике поведения.

Началом самоопределения генетики поведения обычно считают год публикации первой обобщающей монографии американских ученых Дж. Фуллера и У. Томпсона "Генетика поведения" (Fuller, Thompson, 1960). Книга имела огромный успех у биологов разных специальностей. Оба автора по своему образованию не были генетиками, но, приступив к исследованию поведения, четко осознали значение генетического подхода. Не прибегая к сложным генетическим рассуждениям, они смогли убедительно показать необходимость оценки роли генотипа в формировании поведения и привести экспериментальные свидетельства этого. Еще одной работой, важной для становления этого направления, была монография Дж. Скотта и Дж. Фуллера по генетике поведения собак (см.: 8.6.1).

Значительную роль в формировании генетического подхода к анализу поведения сыграли работы сотрудников специальной генетической лаборатории в США, так называемой

Джексоновской лаборатории в штате Мэн. Это учреждение – всемирно известный центр, основанный в 1929 г. генетиком К. Литтлом. В нем поддерживаются инбредные и селектированные линии мышей, число которых в настоящее время очень велико (см. также: 8.2.4). В этой коллекции имеется много десятков мутаций, затрагивающих строение мозга и поведение.

Джексоновская лаборатория может предоставить любое число животных, имеющих нужный исследователям генотип. Такая возможность позволила ученым разных стран не только скринировать множество линий и выявить межлинейные различия поведения и нейрохимических признаков, но и послужила основой для разработки новых подходов к изучению генетики количественных признаков (метода рекомбинантных инбредных линий – см.: 8.6.7.2 и метода картирования *QTL* – quantitative trait loci;, см.: 8.6.7.3), которые используются и в генетике поведения.

В нашей стране первым генетическим исследованием признаков поведения была выполненная в 20-х годах работа М.П. Садовнико-вой-Кольцовой. В ней была сделана попытка селекции крыс на скорость побежки в экспериментальной установке (см.: Крушин-ский, 1991). В последние годы жизни И.П. Павлова в Колтушах была организована лаборатория генетики высшей нервной деятельности, задачей которой должно было стать изучение генетических основ индивидуальных особенностей условнорефлекторной деятельности (т.е. типов ВНД) собак.

В этой лаборатории в конце 30-х годов Л.В. Крушинский начал исследования генетики поведения собак. По своему содержанию и методологии они практически не имеют себе равных и по сей день (см.: 8.6.1).

В нашей стране генетические исследования поведения животных проводились в нескольких лабораториях, в каждой из которых разрабатывалось свое оригинальное направление. Лаборатории, созданные в 30–40-е годы М.Е. Лобашевым (1907–1971) и В.К. Федоровым (1914–1972) в Колтушах (Институт физиологии им. Павлова АН СССР), изучали проблемы генетической детерминированности свойств нервной системы, а также (совместно с кафедрой генетики ЛГУ) вопросы сравнительной генетики поведения.

Следует также упомянуть об оригинальных генетических исследованиях Р.А. Мазинг, изучавшей проявление некоторых морфологических мутаций дрозофилы *(Bar, eyeless, white* и др.). Поведение мух, а именно их реакция на свет и выбор места для откладки яиц, при этих мутациях зависели от генетического фона линии, несущей мутации.

В Институте цитологии и генетики СО АН СССР (Новосибирск) под руководством Д.К. Беляева 1917–1987 в 60-е годы была начата селекционная работа по созданию доместицированной линии серебристо-черных лисиц. Отбор на спокойное и на агрессивное отношение к человеку вызвал к жизни сложнейшие перестройки эндокринной и нейромедиаторной систем организма, которые широко исследуются в настоящее время (Трут, 1987).

На биологическом факультете МГУ в лаборатории, созданной и возглавленной Л.В. Крушинским (в 1968 г. она получила название лаборатории физиологии и генетики поведения), была выведена линия крыс с высокой чувствительностью к звуку (линия Крушин-ского-Молодкиной – КМ) и исследована генетическая детерминированность аудиогенной эпилепсии (см.: 8.6.5.1) у этих животных. В этой же лаборатории под руководством Л.В. Крушинского были проведены исследования роли генотипа в формировании сложного адаптивного поведения – способности животных к экстраполяции направления движения стимула (см.: Крушинский, 1986).

Генетическое исследование поведения позволяет выяснить, в какой степени изменчивость интересующего нас признака поведения связана с изменчивостью генотипов данной группы животных, а в какой – с внешними по отношению к генотипу событиями, воздействующими на ЦНС, и следовательно, на поведение. Для этого необходимо использование так называемых генетических моделей – групп животных, состоящих из генетически идентичных (или почти идентичных) особей, имеющих определенные физиологические или биохимические особенности. С этой целью используют линии животных. Это могут быть инбредные линии

(мышей и крыс), между которыми обнаружены межлинейные различия по поведению. Наряду с ними используются линии, сформированные путем селекции (искусственного отбора) на высокие и низкие значения какого-либо признака поведения.

Выявление межлинейных различий или выведение специальных линий – обычно первый этап исследования. Следующим шагом в классических исследованиях по генетике поведения бывает проведение скрещиваний животных из линий, обнаруживших контрастные значения признака.

Тестирование поведения гибридов первого поколения дает информацию о доминантном, промежуточном или рецессивном наследовании интересующего нас признака. Если данный признак определяется одним, двумя или тремя генами, то это можно определить по картине его распределения у гибридов второго поколения и потомков возвратного скрещивания. Если же в определении признака участвует большее число генов, то необходимо применять методы генетики количественных признаков (см.: 8.6.6).

Современный этап развития науки обогатил генетику поведения новыми методами. Кроме упомянутых выше методов рекомбинант-ных инбредных линий и *QTL,* это создание и исследование мозаичных и химерных животных, а также трансгенных организмов (см.: 8.5.3; 8.6.4.4). Очевидно, что подобные исследования можно проводить на объектах, которые хорошо изучены генетически.

Генетика поведения и нейрогенетика как ее часть сформировались в большой степени благодаря использованию плодовой мушки дрозофилы в качестве объекта исследования. Это относится и к исследованию процесса нейрогенеза, и к выявлению универсальных генных комплексов, работающих в живых системах разного уровня организации (дрожжевые грибки, амфибии, млекопитающие), названных гомеобоксом. Другой важнейшей группой работ, выполненных на дрозофиле, является исследование белка *CREB,* связанного с процессом формирования памяти и, по-видимому, имеющего универсальную природу (см.: 8.4.3.6).

Чрезвычайно перспективным экспериментальным объектом ней-рогенетики и генетики поведения считаются мыши. Помимо задач общебиологического плана, связанных с исследованием генетических вариаций в строении мозга (см.: раздел 8.6.7) и их адаптивной значимости, на мышах широко изучаются нейробиологические основы процесса обучения. Исследование генетики поведения мышей дает возможность моделировать целый ряд неврологических и психических заболеваний человека, таких как эпилепсия, алкоголизм, депрессивные состояния, болезнь Альцгеймера и др. (см.: 8.6.5).

8.1.1. **ЗАДАЧИ ГЕНЕТИКИ ПОВЕДЕНИЯ**

Основная задача генетики поведения – выяснение роли генетических факторов в определении особенностей поведения. Очевидно, что она состоит из нескольких достаточно самостоятельных проблем. Одна из них – определение относительной роли и взаимодействия генетических и средовых влияний при формировании поведения в онтогенезе. Вторая задача – исследование механизмов действия генов, определяющих формирование нервной системы. Третья задача связана с изучением механизмов реализации действия мутантных генов, затрагивающих функцию ЦНС, которые могут служить моделями заболеваний нервной системы человека. Четвертая задача – изучение генетико-популяционных механизмов формирования поведения и его изменений в процессе микроэволюции. Вторую и третью задачи нередко выделяют в направление, получившее название нейрогенетики.

Интеграция целостного, "организменного" и молекулярно-био-логического подходов для создания возможно более полной картины роли генотипа в формировании мозга, в развитии его отдельных реакций и поведения в целом составляет общую задачу генетики поведения. Таким образом, две ее основные части – собственно генетика поведения и нейрогенетика дополняют друг друга, причем следует отметить, что в последнее время нейрогенетика начинает приобретать все большее значение.

Наряду с конкретными экспериментальными исследованиями, проведенными в середине и даже в начале века, истоком современной генетики поведения служит также феногенетика – направление, зародившееся в начале в 30-х годов (см.: 8.2.1). Задачей фено-генетики является изучение закономерности становления признака под влиянием данного набора генов и

определенной констелляции средовых воздействий (Астауров, 1968).

В настоящее время генетические исследования поведения и нейрофизиологических процессов проводятся по нескольким направлениям.

Условно они подразделяются на две группы: исследование функции гена на молекулярном и физиологическом уровне с последующим анализом влияния этого гена на поведение (подход "от гена к поведению") и изучение генетической компоненты изменчивости целостного поведения с последующим более детальным анализом феноменологии на уровне отдельных хромосом и генных комплексов или же отдельных генов (подход "от поведения к гену").

Исследования первой группы проводятся по ряду направлений. Во-первых, изучаются особенности влияния генов, кодирующих белки-предшественники пептидов, ферменты, структурные белки, определяющие общие и специфические признаки нервных и глиаль-ных клеток (рецепторные структуры и молекулы, медиаторные системы, формирование клеточных органелл и отростков – дендритов и аксонов, синапсов и др.), а также белки, связанные с функцией ЦНС как целого. Сюда относятся также исследования влияния отдельных локусов, детерминирующих взаимодействие мозга и эндокринной системы, а также генов, участвующих в синтезе веществ химической сигнализации (например, гормона откладки яиц у ап-лизии, феромонов), и генов, детерминирующих специфику поведения у беспозвоночных животных, в особенности у насекомых (например, исследование мутаций, влияющих на половое поведение дрозофилы – см.: 8.4).

Во-вторых, это четкие и часто хорошо изученные поведенческие эффекты мутаций отдельных генов у млекопитающих. Это и мутации, мало влияющие на общую приспособленность организма в условиях содержания животных в лаборатории (их можно было бы отнести к "нейтральным"), и "вредные" неврологические мутации. Последние представляют большой практический интерес как модели генетических заболеваний нервной системы человека, а также как объект для изучения нормальных процессов развития и функции мозга (см.: 8.6.4).

Поиск четких "единиц" физиологической регуляции поведения заставляет исследователей переходить ко все более простым объектам.

Сложность генетической регуляции "примитивных" реакций у низших организмов будет показана в разделе 8.3, посвященном генетике "поведения" *Escherichia coli* и примитивных реакций нематоды *Caenorhabditis elegans* и др.

Вторая группа исследований использует подход "от поведения к генам", который нельзя назвать альтернативным предыдущему (см.: 8.6). Однако экспериментальные методы, используемые в таких работах, часто совсем иные, нежели при анализе работы отдельных генов. Именно в исследованиях такого рода, которые можно назвать генетикой поведения *"per se"*, чрезвычайно важны выбор адекватного признака для анализа (см.: 8.2) и владение набором четких правил, составляющих основу генетического анализа поведения.

8.2. Понятие признака в генетике поведения

8.2,1. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ВОПРОСА

В 30-е годы на основе работ Б.Л. Астаурова, П.Ф. Рокицкого, Н.В. Тимофеева-Ресовского и др. сформировалась так называемая феногенетика – направление, анализирующее пути и правила становления признака в процессе развития. Если ранее наибольшее распространение имела лишь гипотеза "один ген – один фермент", то развитие феногенетики дополнило эти представления. Были сформулированы новые положения, каждое из которых имеет солидное экспериментальное обоснование.

В этот период были установлены два общих принципа отношений между генами и признаками: 1) каждый ген влияет на все признаки в организме, хотя его влияние на некоторые из них может быть исчезающе мало; 2) любой признак организма зависит от всех генов фенотипа в целом, даже если зависимость от некоторых незаметна. Иными словами, развитие каждого признака представляет собой цепь последовательных генных взаимодействий, проявляющихся в определенных условиях среды.

Как говорилось в разделе 8.1.2, одна из задач нейрогенетики (которая представляется в то же время задачей общей биологии развития) – исследование закономерности действия генов при дифферен-цировке клеточных элементов ЦНС и при формировании структур мозга в целом. В ходе развития организма формируются нейрохимические особенности разных отделов мозга и медиаторная специфичность нервных клеток, а также специализированные связи между нейронами. Очевидно, что детальное описание этих событий выходит за рамки данной книги. В разделах 8.2.10 и 8.5 дан краткий очерк некоторых представлений, существующих в этой области.

Особенности проявления признаков поведения, связанные со сложностью и многоступенчатостью процессов, лежащих в их основе, а также со сложностью и разнообразием влияний внешней среды на их формирование и проявление, представлены здесь кратко. Основными источниками более подробной информации по этим вопросам могут служить книги Эрман и Парсонса (1985), Трут (1978), руководство "Физиологическая генетика и генетика поведения" (Крушинский, 1981).

8.2.2. ПЛЕЙОТРОПИЯ

Влияние генов на фенотипические признаки может быть и непосредственным, и достаточно "далеким", опосредованным. Некоторые признаки, например первичная структура белков, есть отражение последовательности нуклеотидов в данном гене. Другие, более сильно отдаленные от первичного эффекта гена признаки, как правило, находятся под влиянием значительного числа генов. Так называемые количественные признаки – рост, вес, плодовитость и т.п., а также многие признаки поведения, связанные с функцией разных отделов мозга, также связаны с функцией конкретных генов непрямым образом.

Когда признак отдален от первичного эффекта гена несколькими "ярусами" биохимических процессов, то обнаруживается влияние некоего гена не только на исследуемый признак, но и на многие другие стороны строения, функций и поведенческих реакций организма. Это явление называется *плейотропией.* Описано множество генов со сложными плейотропными эффектами.

Классическим примером плейотропии, который способствовал накоплению экспериментальных свидетельств влияния генотипа на поведение дрозофилы, было впервые обнаруженное А. Стертеван-том (1915) и подробно описанное в 1956 г. М. Бэсток влияние мутации *yellow* на уровень половой активности мух (см.: 8.4.3.2).

Широко известны многочисленные плейотропные эффекты мутации альбинизма, обнаруживающиеся не только у лабораторных мышей и крыс, но и у многих других видов животных и даже человека (см.: 8.6.4.1) – это нарушение остроты зрения, специфические особенности морфологии зрительных путей полный перекрест волокон зрительного нерва).

Исследование мозга мышей с мутацией *rd* (дегенерация сетчатки), проведенное американскими исследователями Ц. и Р. Ваймерами, выявило ее плейотропный эффект. Дегенерация светочувствительных элементов сетчатки – палочек – определяется геном, расположенным на 5-й хромосоме. Процесс начинается с 20-го дня жизни. Специальными экспериментами на мышах-химерах (см.: 8.5.3.2) было установлено, что ген *rd* действует на уровне нервных элементов сетчатки, а не на уровне клеток пигментного эпителия. Анализ структур ЦНСвыявил, что размер зубчатой фасции гиппокампа, а также количества гранулярных и корзинчатых клеток в этом отделе мозга у мышей с генотипом *rd/rd* были значительно ниже нормы. Механизм возникновения подобной аномалии пока неизвестен.

Описаны эффекты мутации гена *brindled (Mo bf),* которые поначалу поставили исследователей в тупик. Симтомокомплекс этой мутации заключается в аномальном снижении двигательной активности и треморе, в светлой окраске шерсти и наличии у таких животных закрученных вибрисс. Оказалось, что снижение активности таких ферментов, как дофамин-бета-гидроксилаза (ответственное за снижение локомоции), тирозиназа в меланоцитах (светлая шерсть) и лизилоксидаза в волосяных фолликулах (аномальная структура вибрисс) вызвано общим фактором – ослаблением усвоения меди в кишечнике. Это, видимо, и является первичным эффектом данной мутации. Считается, что она в какой-то степени сходна с

мутацией при так называемом синдроме Менкеса у человека (см.: Hay, 1985).

К плейотропным эффектам следует отнести также множественные отклонения от нормы в развитии мозга мышей при неврологических мутациях, например при мутации *reeler,* когда измененное в результате мутации развитие волокон радиальной глии влечет за собой нарушение миграции больших групп нейробластов (см.: 8.5.4).

Типичный плейотропный эффект – это последствия фенилкето-нурии у человека. Фенилкетонурия характеризуется тем, что в организме отсутствует или малоактивен фермент фенилаланингид-роксилаза, превращающий фенилаланин в тирозин. Если имеющийся недостаток тирозина возмещать богатой тирозином пищей, этот дефект не будет иметь последствий для жизнедеятельности в целом. Однако при этом в крови больных фенилкетонурией уровень фенилаланина оказывается повышенным, а продукты его обмена попадают в разные органы и ткани, в том числе и в мозг, нарушая их развитие. Вторичное влияние мутантного гена у человека проявляется в задержке умственного развития и особенностях темперамента, а также в изменении пигментации волос. Считается, что эти эффекты определяются участием ферментов, синтезирующих нейромедиаторы и меланин – пигмент волосяных фолликул.

Драматическими примерами сложных плейотропных влияний одиночных генов могут служить многочисленные мутации человека. Например, синдром Леш-Нихана связан с дефектом гена, ответственного за синтез гипоксантингуанинфосфорибозилтран-сферазы, что вызывает ряд тяжелых расстройств – от подагры и заболевания почек до аномального поведения. Дети, пораженные этим заболеванием, обладают сниженным интеллектом и склонны к "самоистязанию", повреждая себе (часто необратимо) губы и пальцы. Характерно, что они испытывают при этом страдания, поскольку болевая чувствительность у них не изменена (см.: Эрман, Парсонс, 1984; Фогель, Мотульский, 1990)

В целом можно утверждать, что термин "плейотропия" относится к анализу эффектов генов на уровне организма и представляется сугубо описательным. Детальное исследование эффектов мутант-ных генов на уровне клетки, ткани и органа должно привести к выявлению конкретных путей нарушения физиологических функций, т.е. к расшифровке сущности плейотропных эффектов.

8.2.3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ПОВЕДЕНИЯ. ВЫБОР ПРИЗНАКА ДЛЯ АНАЛИЗА

У генетики поведения были, особенно в начальный период существования, трудности, связанные со сложностью признаков поведения, которые продолжают существовать и сейчас. Несомненно, что для успеха их генетического исследования необходимо точно сформулировать задачу работы и выбрать признак, который представляет собой естественную "единицу" той или иной формы поведения. Очевидно, что успешно отыскать такой признак можно только на основе хорошего знания физиологии, нейрофизиологии и поведения.

Следует отметить, что логика построения физиологического исследования всегда требовала отыскания "типичного" варианта того или иного феномена. Очевидно, что для генетических исследований такой подход неприемлем. Суть генетического подхода состоит в оценке размаха изменчивости признака у данного вида, популяции или группы особей и в анализе происхождения этой изменчивости. Таким образом, столь необходимое для прогресса генетики поведения участие в таких работах физиологов до недавнего времени сдерживалось из-за существования подобного "типологического" подхода к предмету. В настоящее время данная проблема уже не стоит столь остро (см.: 6.4).

В период накопления фактов в генетике поведения внимание исследователей привлекали и разные виды животных, и разные признаки: предрасположенность к судорогам, общая возбудимость, локомоторная активность, ориентировочно-исследовательские реакции, разные аспекты репродуктивного поведения, классические и инструментальные условные реакции, реактивность к фармакологическим веществам.

Опыт, накопленный в первый период развития генетики поведения, можно суммировать следующим образом. Для исследования роли генотипа в формировании поведения следует выбирать такие признаки, которые легко поддаются количественному учету (например, четкие

видоспецифические движения), либо такие, которые легко измерить по степени выраженности (например, уровень локомоторной активности, измеряемый по длине пройденного животным пути за фиксированное время опыта).

Многие признаки поведения сильно зависят также от ряда внешних по отношению к нервной системе факторов, например от сезона года и/или от гормонального фона. Это вызывает дополнительные трудности при проведении генетических исследований.

Основу и первый этап генетического исследования признаков поведения и/или физиологических признаков составляет оценка их генетической изменчивости. Очевидно, что если речь не идет о группе инбредных, т.е. генетически идентичных друг другу животных, то генетический компонент изменчивости признаков поведения всегда присутствует, составляя большую или меньшую долю фено-типической изменчивости.

Проблема определения объекта исследования в генетике поведения решается, как правило, выбором либо группы инбредных линий для сравнения, либо проведением селекционного эксперимента на высокие и низкие значения этого признака. Какую именно генетическую модель необходимо выбрать, определяется конкретными целями исследования и спецификой изучаемого феноти-пического признака.

Признаки организма могут варьировать, обнаруживая фенотипи-ческую изменчивость в пределах нормы реакции, размах которой определен генотипом. Генетическая изменчивость особей популяции обнаруживается по.огромному числу признаков, в число которых входят и альтернативные (наличие —-отсутствие признака), и так называемые количественные, когда величина признака определяется большим числом пар аллелей, вклад каждой из которых определить достаточно трудно. Использование методов рекомбинантных инбредных линий и *QTL* (см.: 8.6.6) дает по меньшей мере теоретическую возможность локализации целого ряда генов, суммарный эффект которых определяет данный количественный признак.

Помимо изменчивости в пределах нормы реакции, характерной для данного генотипа, а также помимо генетической изменчивости, связанной с гетерогенностью аллельного состава данной популяции, для признаков поведения характерна еще одна, специфическая форма изменчивости, которая не может быть прямо отнесена ни к первой, ни ко второй категории. Речь идет об изменчивости признаков поведения животных, связанной с воздействием индивидуального опыта, т.е. с разными формами сенситизации, привыкания, обучения, формирования представлений и т.д. Иными словами это то, что составляет специфику мозга как структуры, обеспечивающей научение, и что тоже является предметом внимания генетики поведения.

Напомним, что в соответствии с классическими представлениями этологии подобную пластичность можно обнаружить при выполнении животным поисковой фазы поведения, тогда как собственно инстинктивные акты поведения – фиксированные комплексы действий (ФКД, см.: 3.3), входящие в завершающий акт, пластичностью практически не обладают. Каждый из ФКД может служить достаточно дискретной и четкой "единицей" для анализа закономерностей его генетического контроля (см. также: 8.2.5).

8.2.4. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ В ГЕНЕТИКЕ ПОВЕДЕНИЯ

Селектированные и инбредные линии представляют собой основной материал для работы в области генетики поведения. Селекция мышей и крыс на степень выраженности ряда признаков поведения была успешной. В настоящее время осуществлены селекционные программы, которые охватили практически весь диапазон признаков поведения, показавших генетическую изменчивость, – от скорости проведения нервного возбуждения в нервно-мышечном синапсе (см.: Лопатина, Пономаренко, 1987) до высокой и низкой способности к обучению (см.: 8.6). В то же время с помощью селекции формируются линии, которые состоят из животных, сходных по выраженности исследуемого признака и иногда ряда других признаков, но не обладающих генетической однородностью. Это затрудняет использование их в целях идентификации генов, влияющих на данный признак.

В ряде случаев удается провести работу по выведению инбредных селектированных линий, т.е. полностью гомозиготных животных с контрастными в случае двух линий величинами интересующего нас признака. Инбридинг (близкородственное скрещивание)

начинают после того, как получены неперекрывающиеся межлинейные различия по интересующему нас признаку. Таких линий немного. В качестве примера можно привести инбредные линии мышей *Short*-и *Long sleep,* у которых после гипногенной дозы этанола развивается либо короткий, либо длинный период сна. Основную же массу составляют инбредные линии мышей и крыс, выведенные ранее, до начала активных исследований в области генетики поведения. Такие линии были необходимы для исследований по иммунологии, гисто-совместимости, онкологии и др. (см. также: Бландоваи др., 1983).

Инбредные линии мышей и крыс получаются при размножении животных путем братско-сестринского скрещивания в течение примерно двадцати поколений. Полезные свойства этих линий позволяют использовать их для генетического анализа и выявления локусов, влияющих на поведение. Образно говоря, инбредная линия представляет собой неумирающий клон, состоящий из генетически идентичных друг другу особей.

Ниже перечислены основные свойства, отличающие инбредные линии от генетически гетерогенных аутбредных (Wimer, 1992).

1. Изогенность. Все животные инбредной линии генетически иден тичны друг другу практически по всем локусам. Это означает, что для получения генетического "профиля" линии соответствующее определение можно сделать на одном животном. Для начала дочер ней колонии инбредной линии можно использовать только одну пару.

2. Гомозиготность. Инбредные линии гомозиготны практически по всем локусам. У них нет никаких "скрытых" генов, которые не выявлялись бы при размножении линии "в себе". Естественно, что никаких изменений генетического состава, связанных с дрейфом генов или отбором, в инбредной линии произойти не может.

3. Фенотипическое подобие. Поскольку инбредная линия не может иметь генетических отклонений, фенотипическое единообразие таких животных по многим признакам также оказывается более высоким, чем в аутбредных стоках. Это относится в первую очередь к признакам с моногенным или олигогенным (т.е. когда задействовано малое число генов) определением. Так, например, после введения гексобарбитала мышам линии *Balb/c* их сон продолжается в среднем 41±2 мин, а у животных аутбредного стока *Swiss* примерно столько же – 43±15 мин, но разброс величин у последних был значительно большим. Если предполагается оценить изменение длительности сна в ответ на какое-либо воздействие, то, согласно простым расчетам, для получения достоверного результата достаточно использовать лишь 15 мышей линии *BALB/c,* но 290 аутбредных мышей *Swiss.*

Инбредные линии могут иметь повышенную чувствительность к средовым воздействиям и, следовательно, фенотипическое сходство особей по признакам поведения, имеющим полигенную природу, может нарушаться (см. п. 7).

4. "Индивидуальность" линии. Каждая инбредная линия генети чески уникальна; ее поведенческий и неповеденческий фенотипы всегда будут непохожи на фенотипы любой другой линии. Это оз начает, что практически для всех проявлений поведения **можно** об наружить межлинейные различия. Из этого следует очень важный вывод о том, что выявление различий **между** линиями по поведе нию требует в дальнейшем исследования их физиологических и био химических причин.

5. Долговременная стабильность. Инбредные линии остаются гене тически стабильными в течение больших отрезков времени. Приме ром может служить постоянство генетического состава двух родст венных сублиний – *C57BL/6* и *C57BL/10,* которые, хотя и ведутся независимо уже более 50 лет, но остаются, как и в начале, на 97% генетически сходными.

Нарушение генетической стабильности инбредной линии может произойти в результате одной из трех причин – наличия остаточной гетерозиготности, новых мутаций и генетического "заражения". Остаточная гетерозиготность есть следствие того, что инбридинг даже в течение многих поколений по какой-то причине не может привести к полной гомозиготности. Возникновение мутаций – событие достаточно редкое, но есть случаи, когда появлялись мутации, влияющие и на поведение.

6. Возможность идентификации. Поскольку каждая линия имеет свой генетический

"профиль", не составляет большого труда прове рить принадлежность животного к этой линии. Это особенно важно при подозрении на засорение линии посторонним генетическим ма териалом. Подобное "заражение" линии может, к сожалению, слу чаться при ошибках или небрежности в разведении.

Чувствительность. Гомозиготность особей инбредной линии считается причиной того, что эти животные часто оказываются более чувствительными к внешним воздействиям. Инбредные животные гомозиготны в том числе и по аллелям, которые не обязательно способствуют повышению их жизнеспособности, а нередко, наоборот, ведут к ее снижению. Противоположное явление, а именно малую чувствительность гибридов первого поколения к сре-довым влияниям, объясняют наличием генетического буфера, т.е. формированием гетерозиготного организма, у которого каждый аллель, вызывающий снижение жизнеспособности, с большой вероятностью имеет "парой" аллель другого происхождения, который такого действия не оказывает.

Рис.8.1. Стадии ритуала ухаживания у дрозофилы (с черным кончиком брюшка — самец): а — ориентация; б — отставление крыла и вибрация; в — "облизывание" гениталий; г — садка; д — копуляция; е — невосприимчивая самка отталкивает самца (оттягивает яйцеклад, поворачивая конец брюшка вбок). Все стадии обнаруживают межвидовую и внутривидовую изменчивость по продолжительности, а стадия вибрации характеризуется и видоспецифическим "рисунком" брачной песни

Отсутствие подобных "буферных" свойств у гомозиготного генотипа может быть причиной слабой защищенности инбредного организма от внешних, нарушающих развитие влияний. Это же явление лежит в основе иногда обнаруживаемой повышенной чувствительности животных инбредных линий к средовым воздействиям, что может приводить к появлению фенотипических различий между инбредными животными одной линии, противодействуя тем самым свойству фено-типического подобия, о котором говорилось выше (п. 3).

8. Использование в разных странах. Поскольку инбредные линии обладают свойствами изогенности, гомозиготности и возможностью быть идентифицированными, их можно использовать в лаборатори ях разных стран без опасения каких-либо генетических изменений в них, связанных с малым числом основателей колонии (как это имеет место при работе с аутбредными стоками, например селекти рованными линиями).

9. Использование данных прошлых лет. Данные по инбредным ли ниям в силу их генетической стабильности можно сравнивать с ре зультатами, полученными на тех же линиях, но ранее. Это облегча ет планирование и проведение новых исследований.

8.2.5. "ИЗМЕНЧИВОСТЬ" ФИКСИРОВАННЫХ КОМПЛЕКСОВ ДЕЙСТВИЙ И МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПОВЕДЕНИЯ

Сочетание слов "изменчивость ФКД" находится в видимом противоречии с тем, что уже говорилось выше о стабильном характере простейших элементов инстинктивного поведения. Как разрешается такое противоречие? Несмотря на то что в целях описания и анализа поведение удобно рассматривать как состоящее из отдельных "форм" и/или актов, в реальности оно представляет собой непрерывный процесс, "поток", течение которого обозначается определенными конкретными актами.

Из этологического анализа, а также из данных генетико-популя-ционных исследований инстинктивного поведения следует, что природная генетическая изменчивость затрагивает не "рисунок", или паттерн (pattern), ФКД, а преимущественно частоту его выполнения и пороги их активации, т.е. их пространственно-временные характеристики. Первым внимание к этой проблеме привлек А.Меннинг (см.: Manning, 1967).

Таким образом, частота выполнения поведенческих актов (большая часть из которых – типичные ФКД), а также пороги их провокации в тех или иных условиях характеризуются высоким уровнем фенотипической и генотипической изменчивости поведения.

Иллюстрацией этого положения может служить изменчивость ФКД, входящих в репертуар поведения ухаживания самца дрозофилы (рис. 8.1).

Этот ритуал условно подразделяют на 4 стадии: ориентация, вибрация, лизание и копуляция. При мутациях может изменяться как длительность, так и интенсивность данного

ФКД. Межвидовые различия в поведении близкородственных видов, как правило, также связаны с подобной изменчивостью поведения.

У млекопитающих (мышей, крыс, собак и др. видов) значительную часть межлинейных и межвидовых различий в поведении можно свести к различиям в частоте выполнения видоспецифических ФКД. Это особенно четко проявляется в поведении линейных лабораторных грызунов, селектированных на высокие и низкие показатели признаков поведения. В качестве примеров можно привести различия в интенсивности проявления материнского поведения – подтаскивание детенышей к гнезду (Hurniket al., 1973), число вертикальных стоек (исследовательское поведение) (van Abeelen, 1974), проявления агрессивности (например, вращение хвостом). Множество примеров межлинейных различий содержится в любом обзоре по генетике поведения (Меннинг, 1982; Эрман, Парсонс, 1984). У межвидовых гибридов, полученных от видов, в естественных условиях не скрещивающихся, проявления ФКД имеют ряд особенностей.

Одно из первых подробных исследований гибридных форм провел К. Лоренц. У межвидовых гибридов уток выявляются такие ФКД, которых практически не бывает в репертуаре обеих родительских форм. Можно полагать, что генотип данного вида позволяет обеспечить физиологические механизмы таких стереотипных действий, но в силу каких-то причин они не выявляются фенотипически.

В 1975 г. внимание к этой проблеме привлек П. Лейхаузен (Ley-hausen, 1975) при исследовании закономерностей проявления некоторых видоспецифических особенностей типичного ФКД кошачьих – "смертельного укуса" (см.: 7.5.3). Конкретной причиной, почему не все ФКД, на которые "способна" ЦНС данного вида, реализуются в репертуаре его поведения, могут быть различия в физиологических порогах их активации. В пользу этого предположения говорят исследования А. Хааса, посвященные поведению шмелей, о которых рассказывает в своей книге Лейхаузен.

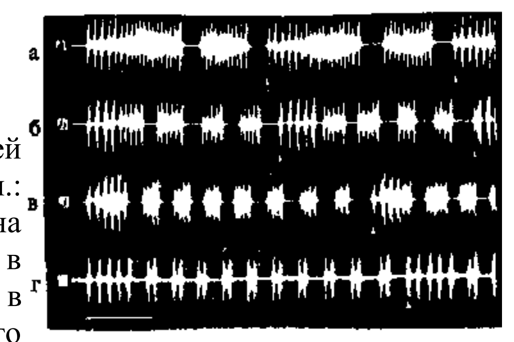


Рис.8.3. **Рисунок песни у сверчков разных групп: а — *T. oceanicus*, г — *T. commodus* и двух групп их реципрокных гибридов — б и в**

Хаас наблюдал, как эти насекомые отыскивают свои гнезда. Изменяя расположение гнезд, он вызывал у шмелей состояние повышенного возбуждения и "стресса". Их поведение включало стереотипные элементы, свойственные другим видам шмелей того же рода. Такая потенциальная готовность к выполнению ФКД (в норме не характерных для вида), позволила предположить, что каждый вид изначально обладает всем "родовым" репертуаром поведенческих актов, но в обычных ситуациях реализует только определенную его часть. Экстренные ситуации, приводящие к высокому уровню активации ЦНС, могут выявить и остальные элементы "родового стереотипа".

Дезорганизацию гнездостроительного поведения наблюдал У. Дилгер (см.: Эрман и Парсонс, 1985) в эксперименте с гибридными особями попугаев-неразлучников. Они были получены от скрещивания таких двух видов, которые при постройке гнезда совершали различные действия: один из видов переносил гнездовой материал (в данном случае полоски бумаги) в клюве, другой – между перьями хвоста. Иными словами, два скрещивавшихся вида различались по ФКД при осуществлении врожденного поведенческого акта.

Гибридные особи в первый сезон размножения оказались не в состоянии построить гнездо, поскольку не могли справиться до конца с фиксацией гнездового материала. Они брали полоски бумаги в клюв (как один из родителей), затем пытались засунуть их между перьями, но делали это не так умело, как второй родитель. В результате постройка гнезда у этих птиц стала налаживаться только в последующие сезоны размножения, но их действия оставались нечеткими, и гнезда получались плохие.

Подобный феномен описан и в брачном поведении межвидовых гибридов рыбок-меченосцев. Самцы-гибриды первого поколения от скрещивания *Xiphophorus helleri* и *X.montezumae cortezi* в состоянии высокого полового возбуждения демонстрируют

последовательность действий, характерную для самцов *XheUeri,* тогда как при меньшем уровне возбуждения их поведение похоже на *Хлпогйеятае.* Все описанные и сходные с ними наблюдения (например, рисунок песни у гибридных сверчков – рис. 8.3) остаются пока вне поля зрения нейрогенетиков и нейроэтологов, однако можно полагать, что большинство их следует объяснять физиологической модуляцией порогов провокации видоспецифических ФКД.

А. Меннинг еще в 1967 г. (Manning, 1967), анализируя генетические различия в половом поведении дрозофилы, высказал предположение, что генетическая изменчивость порогов и частоты выполнения ФКД может быть основой процесса микроэволюционных изменений поведения.

В таком случае возможно, что одним из механизмов формирования индивидуальных различий в поведении, связанных с генотипи-ческими различиями, является разная "легкость" провокации тех или иных ФКД.

Изменчивость порогов проявления видоспецифических движений может зависеть от уровня возбудимости отдельных структур мозга и/или его отдельных медиаторных систем. Модуляция порогов ФКД, по всей видимости, происходит и при действии фармакологических веществ, изменяющих поведение животных. Это дает основание надеяться, что анализ роли генотипа в эффектах фармакологических препаратов на уровне целого организма перспективно рассмотреть еще и с этой точки зрения. Возможно, что микроэволюционные изменения поведения, описанные в многочисленных наблюдениях (Панов, 1978), действительно реализуются на основе динамических изменений в порогах проявления ФКД.

В работе Л.В. Крушинского (подробнее см.: 8.6.1) по наследованию оборонительных реакций у собак впервые было показано, что уровень возбудимости ЦНС влияет на экспрессивность и пенетрант-ность отдельных поведенческих реакций (Крушинский, 1991).

8.2.6. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОВЕДЕНИЯ, СВЯЗАННАЯ С РАЗЛИЧНОЙ ЭКСПРЕССИВНОСТЬЮ ПРИЗНАКОВ

Рис.8.4 Расположение эмбрионов в двурогой матке грызуна: а — интактная матка, б — эмбрионы, извлеченные из нее, 1 — плацента, 2 — эмбрион, 3 — пуповина

Экспрессивностью называется степень фенотипического проявления эффектов аллеля определенного гена у разных генетически сходных между собой особей. В основе различий экспрессивности могут лежать многие причины, в частности влияние средовых факторов или генетического фона. Если экспрессивность очень изменчива (вплоть до отсутствия проявления признака у отдельных особей), вводится дополнительная характеристика проявления действия гена – *пенет-рантность* (частота проявления аллеля определенного гена у разных особей группы родственных организмов).

Примером изменчивости признаков поведения, которые связаны с экспрессивностью и пенетрантностью, могут быть количественные вариации в проявлении ФКД исследовательской активности, пищевого поведения, в интенсивности репродуктивного поведения, которые можно наблюдать у животных идентичных генотипов, например у мышей и крыс инбредных линий.

Внутрилинейная изменчивость признаков поведения определяется очень многими факторами. Один из них – это влияние соседства сородичей в жилой клетке, что редко учитывается исследователями. Как известно, лабораторные мыши и крысы относятся к видам, живущим в сообществах. Изоляция такого животного (в особенности самца) вызывает мощные изменения нейрохимических процессов в организме, а также изменения в поведении. Содержание животных в группе выявляет различия, определяющиеся положением особи во внутригруттповой иерархии. Это лишь один из примеров проявления изменчивости поведения особей с идентичными генотипами. Причины этого явления необходимо знать для оценки роли генотипа в формировании признаков поведения.

Еще один пример – различия в экспрессивности такого признака, как агрессивность. Американский исследователь Фом Сааль с сотрудниками показали, что к моменту рождения у эмбрионов мыши мужского пола уровень тестостерона в крови втрое выше, чем у самок, что

связано со скачкообразным началом функционирования у них семенников. В проведенном эксперименте эмбрионов непосредственно перед родами извлекали методом кесарева сечения. При этом определялось относительное расположение в матке каждого из них и устанавливалось, кто были "соседями" данного плода (рис.8.4). Напомним, что у грызунов двурогая матка, и эмбрионы в ней располагаются линейно. Выросшие взрослые самцы, соседями которых в матке также были самцы, оказались более агрессивными, чем те, которые в эмбриональном периоде располагались рядом с самками. В дальнейшем эти исследователи сравнили поведение и ряд морфологических характеристик самок, имевших соседями по матке двух самцов, с самками, соседками которых были две самки.

У первых отмечались некоторые черты "маскулинизации" поведения и повышенный уровень тестостерона в крови. Несмотря на то, что у каждого из эмбрионов имеется собственная плацента, считается вполне вероятным влияние на данный плод состава крови "соседа" по матке. Именно этим, точнее повышенным пренатальным уровнем тестостерона в крови эмбрионов-самок и объясняют изменчивость уровня агрессивности у взрослых животных. Таким образом, это еще один пример того, что животные с одинаковым генотипом могут отличаться вариабельностью поведения, причина которой кроется исключительно в средовых, т.е. внешних по отношению к геному факторах.

8.2.7. ПРИЧИНЫ И СЛЕДСТВИЯ ПРИ АНАЛИЗЕ ВЛИЯНИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ГЕНОВ

Нередко оказывается, что в поведении и/или в неврологическом статусе организма-носителя мутации имеются многочисленные отклонения, которые могут наводить на мысль о существовании причинных связей между ними. Однако при выявлении нескольких эффектов данного мутантного гена зачастую высказывают мнение о существовании между ними причинно-следственной связи. Чтобы избежать при этом возможных ошибок, плейотропные эффекты мутации необходимо исследовать всесторонне.

Как уже говорилось выше (см.: 8.2.2), у лабораторной мыши при мутации *brindled,* локализованной в ЛГ-хромосоме, отмечаются "вьющиеся" вибриссы, "ослабленная"- окраска шерсти, тремор, а также ряд других аномалий (Нау, 1982). Эти проявления мутантного гена являются следствием нарушений в усвоении меди – микроэлемента, необходимого для многих биохимических реакций. Введение в пищу новорожденным животным соединений меди практически компенсирует выявленные аномалии.

Существует несколько десятков форм наследственных заболеваний человека, вызванных нарушениями обмена, в число симптомов которых входят также неврологические и психические отклонения (см.: Эрман, Парсонс, 1984). Знание "метаболических" причин этих заболеваний позволяет более рационально подходить к поиску путей их коррекции.

8.2.8. ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКА. МАТЕРИНСКИЙ ЭФФЕКТ

Влияние внешних условий на изменчивость поведения исследуется почти исключительно на инбредных линиях животных, главным образом на мышах. Наряду с факторами внешней среды и генотипом у млекопитающих в формировании признака участвует еще один важнейший параметр – так называемый *материнский эффект.* Под этим термином понимают пре- и постнатальные влияния материнского организма, которые в свою очередь также зависят от генотипа. Эти влияния должны учитываться как еще один потенциальный источник изменчивости поведения взрослого животного.

Наиболее простые примеры влияния материнского организма на физиологические реакции и поведение потомства – это эффекты различных пренатальных воздействий на самку (стресс, фармакологические агенты), выраженность которых может зависеть от ее генотипа.

Экспериментально показано, что при соблюдении стандартных условий выращивания кок матерей, так и их потомства, физиологические реакции и поведение последнего зависят от типа влияний "материнской среды". Эти влияния могут существенно сказываться не только на внутрилинейной, но и на межлинейной изменчивости. Иными словами, влияние "материнской среды" инбредной линии *A* на формирование признака может быть иным, чем влияние на этот признак "материнской среды", свойственной генотипу *B.*

Влияние материнской среды складывается из 3 компонентов: ци-топлазматического, внутриутробного и постнатального. Цитоплаз-матический компонент (или материнский *эффект perse)* обнаруживается не только у млекопитающих, но и у тех животных, развитие которых проходит вне материнского организма. Он заключается в том, что яйцеклетка и сперматозоид при слиянии привносят разные количества цитоплазмы, причем белки, синтезируемые на основе материнских мРНК, обнаруживаются в зародыше и после начала дробления. Кроме того, цитоплазма яйцеклетки передает зародышу значительно большее количество митохондриальной ДНК, чем цитоплазма спермия. Это означает, что цитоплазматические влияния могут иметь и генетическую природу.

Внутриутробный компонент материнского эффекта определяется генотипом матери, а также специфическими воздействиями, которые испытывает ее организм. Самки разного генотипа, даже выращенные и содержащиеся в одинаковых условиях, создают потомству разную "материнскую среду", что может повлечь за собой различия в фенотипе потомства.

Постнатальный компонент связан с тем, что детеныши млекопитающих, в особенности незрелорождающихся видов, к которым принадлежат мышь и крыса, длительное время зависят от материнской заботы, которая включает вылизывание потомства, поддержание чистоты и тепла в гнезде, количество и состав материнского молока, а также комплексное воздействие обеих групп факторов одновременно.

Разработаны экспериментальные приемы, с помощью которых можно оценить относительный вклад каждого из этих компонентов в фенотипическую изменчивость признака поведения. В основе столь развернутого методического подхода к проблеме лежат работы французской исследовательницы М. Карлье (Carlier et al., 1992).

Сравнивается выраженность исследуемого признака у следующих групп животных:

1) реципрокных гибридов первого поколения;
2) животных, воспитанных матерями разных генотипов (перекрест ное вскармливание);
3) животных, выращенных из эмбрионов, пересаженных в матку самки либо своего, либо другого генотипа;
4) животных, которые развились из яйцеклеток, созревших в яич никах, пересаженных в организм самки другого генотипа.

Подобная экспериментальная процедура представляется громоздкой, формальной и кажется даже необязательной. В то же время знание возможных источников влияния на фенотип позволяет оперировать понятием "признак поведения" с большей уверенностью, а также оценивать разные компоненты изменчивости с большей точностью, чем при игнорировании таких эффектов. Хотя бы частичное применение перечисленных подходов, несомненно, важно в случаях, когда анализируют влияние генотипа на формирование мозга и поведения млекопитающих.

8.2.9. НЕКОТОРЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТРАТЕГИИ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ГЕНЕТИЧЕСКОГО КОНТРОЛЯ НОРМАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ

Успешность выделения "единиц" для анализа генетического контроля поведения требует выполнения следующих общих эмпирических правил исследования.

1. По возможности необходимо проводить повторные замеры при знака с целью уменьшения ошибки, связанной с индивидуальной изменчивостью, разумеется, если такое повторение не влияет на выполнение теста.

2. Наблюдения должны быть длительными. Например, при оцен ке исследовательской активности в установке "открытое поле" авто матическая регистрация параметров поведения позволяет удлинить период наблюдения, увеличив тем самым точность снимаемых пока зателей.

3. Желательно одновременно регистрировать возможно большее число признаков поведения, что позволяет использовать современ ные методы оценки данных, выявляя неочевидные коррелятивные связи. Это часто способствует выявлению не только генетической, но и физиологической "архитектуры" признака.

4. Следует использовать автоматические системы регистрации по ведения и унифицировать условия манипуляции с ними. Важно быть уверенным в отсутствии явных и

скрытых инфекций у подо пытных животных, для чего нужна их специальная подготовка к эксперименту, задача которой – устранение патогенных факторов.

При исследовании реакций животных на введение фармаколо гических агентов рекомендуется использовать не одну, а ряд дозировок, что позволит более полно оценить чувствительность животных разных генотипов.

8.2.10. ПРОБЛЕМА "ГЕНОТИП - СРЕДА"

Что важнее для организма – генотип или воздействия среды? Эта проблема – соотношение врожденного и приобретенного в поведении – затрагивалась в главе 7. В настоящее время подобного вопроса практически никто не задает: сформулирована и "работает" современная эпигенетическая концепция (Рэсрф, Кофмен, 1988; см. также: 8.5).

В оценке соотношения генотипа и среды для формирования поведения наиболее важным является определение степени лабильности или, наоборот, ригидности любого изучаемого признака поведения. В этом смысле и полемика *"nature-nurture",* и ранние эпигенетические представления (см.: Дьюсбери, 1981) имеют только исторический интерес. Напомним, что в главе 7 (см.: 7.2) мы дали краткое изложение того, как классическая этология решает проблему соотношения врожденного и приобретенного.

Как следует из современных представлений об относительной роли генотипа и средовых условий в формировании признака (см.: 8.5), поведение животного формируется при взаимодействии продуктов экспрессии генов (т.е. генотипа) со средой, которая в свою очередь порождается работой генов на предшествующей стадии и констелляцией внешних условий. Различный "удельный вес" вклада генотипа и среды в формирование признаков поведения зависит от типа генетической программы (см.: 8.5). Нужно также помнить, что поисковый компонент инстинктивного акта включает в себя значительное число пластичных, модифицируемых реакций, тогда как завершающий акт жестко детерминирован и лишь изредка обнаруживает изменчивость.

Разные уровни "пластичности" или "ригидности" одной и той же формы поведения иногда встречаются у животных близких видов. По-видимому, это может определяться особенностями их генотипов, точнее, предысторией микроэволюционного развития анализируемой формы поведения. Речь идет о том. какое давление отбора испытывал набор признаков данного вида или популяции в связи с экологическими особенностями конкретной среды обитания.

Примером, иллюстрирующим это положение, могут служить особенности пищевого поведения разных подвидов оленьей мыши *(Peromyscus),* описанные американским исследователем Дж. Кингом (King, 1977). Он анализировал пластичность пищевого поведения у двух подвидов *P.maniculatus* – северной *(P.m.borealis)* и южной *(P.m.blandus)* формы. Места обитания обеих форм характеризуются сухостью климата и большими колебаниями температуры, но в полупустыне, где живет *P.m.blandus,* растительность разнообразнее, и существует много животных, составляющих конкуренцию за пищу. Было показано, что *P.m.blandus* в значительной степени специализируется на питании определенными видами растений, а набор поведенческих актов, которые эти зверьки используют при кормлении, также ограничен. В то же время поведение *P.m.borealis* более пластично, что диктуется условиями обитания этой формы. Эксперименты показали, что процедура "хэндлинга" (взятия детеныша в руки), вызывающая умеренный неонатальный стресс, усиливает выявленные различия в поведении.

Последний пример иллюстрирует общее явление различия в реакциях на внешние воздействия у носителей разных генотипов.

Таким образом, поведение как объект исследования генетики представляется крайне сложным. Путь "от гена к признаку", который бывает достаточно короток у примитивных организмов, оказывается сложным и многоступенчатым при формировании нервной системы и поведения. Оценка этого пути у животных, организм которых состоит из одной клетки, а также у животных с относительно просто устроенной нервной системой, вносит некоторую упорядоченность в наши знания о генетическом контроле функций нервной системы.

8.3.
Генетика поведения "простых" объектов

В случае очень многих мутаций экспрессия аномального гена прерывает эмбриогенез, и зародыш гибнет. Однако в ряде случаев оказывается возможным реконструировать функцию нормального алле-ля такого гена. Если удастся выделить мутации нескольких генов, экспрессирующихся на последовательных стадиях развития, то это может дать достаточно полную картину развития нервной системы. Подробная информация такого рода уже известна, она получена на интереснейшем генетическом объекте – микроскопической (2– 3 мм) почвенной нематоде *Caenorhabditis elegans* (Кайданов, Лучникова, 1981; Raiikin, Beck, 1992).

То, что удается узнать о генетическом контроле развития нервной системы и поведения, а также о генетическом контроле пластичности поведения у относительно простых объектов, делает, как мы надеемся, более понятной роль генотипа в формировании поведения насекомых и млекопитающих. Ниже приведены некоторые сведения по генетическому контролю физиологических реакций и "поведения" у бактерий, инфузорий и *C.elegans.*

8.3.1. КИШЕЧНАЯ ПАЛОЧКА

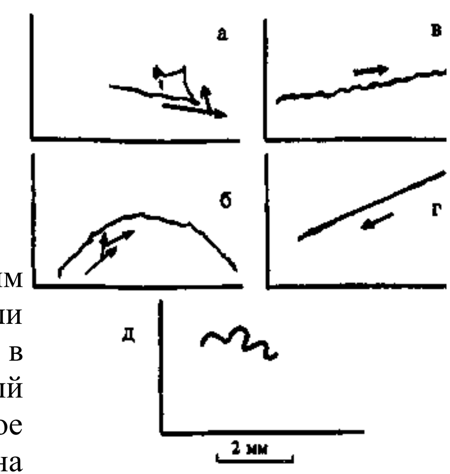


Рис.8.5. **Фотография движения инфузории *Paramecium*: пройденный путь занял примерно 9 сек.**
а — инфузория "дикого типа": видны спонтанные "реакции избегания" в виде изломов траектории; б — мутация *fast*-1; в — мутация *pawn* — пешка; г — *paranoiac*; д — *sluggish* — вялые животные

Разумеется, можно лишь весьма условно говорить о наличии "поведения" у бактерии. Очевидно, что движение бактерии как ответная реакция на градиент химических веществ – аттрактантов и репеллентов – является простейшим поведенческим актом, контролируемым генетически. Если жгутики – "органы движения" бактерии – вращаются в направлении "против часовой стрелки", они собираются в единый пучок, благодаря чему она совершает плавное поступательное движение. Если же направление вращения жгутиков сменяется на "по часовой стрелке", то пучок рассыпается, бактерия "спотыкается", останавливается и меняет направление движения.

Наличие рецепторов химических веществ позволяет бактериальной клетке, этому одноклеточному организму, получать информацию об их концентрации. В положительном градиенте привлекающих или отрицательном – неприятных веществ она движется достаточно плавно, практически не останавливаясь.

Таким образом, в репертуар "поведения" клетки-организма входят: возможность узнавания стимула, способность к обработке информации о его параметрах, формирование ответной реакции. Был описан целый ряд мутаций *Escherichia* со//, при которых перечисленные выше реакции нарушались. Условно их подразделяют на следующие категории:

а) нарушение рецепции (т.е. восприятия сигналов от аттрактантов или репеллентов); вещества, сходные по строению (сахара, ами нокислоты) действуют на свои специфические рецепторы, мута ции которых независимы друг от друга;

б) нарушение передачи сигнала от одного или более специфических рецепторов к жгутикам;

в) мутации, при которых жгутики способны к движению только в направлении "по часовой стрелке", что ведет к "спотыканиям"; реакции на химические вещества сохраняются, но при значи тельно более высоких концентрациях, чем в норме;

г) мутации, при которых жгутики способны к движению только "против часовой стрелки", и клетка, следовательно, может дви гаться только по прямой;

д) нарушение работы жгутиков или их способности к вращению. Аналитические исследования, проведенные в 70–80-е годы, пока зали, что на этом объекте можно исследовать наиболее примитив ные формы адаптации и фиксации предшествующего опыта, а также влияния условий окружающей среды на "поведение" клеток. По дробнее эти вопросы изложены Л. Эрман и П. Парсонсом (1984).

8.3.2. ИНФУЗОРИИ

Простейшие, и в частности инфузории, – это перспективный объект для исследования

генетики наиболее примитивных реакций. Эти организмы крупнее и неизмеримо сложнее бактерий. В качестве генетического объекта обычно использовались инфузории рода *Paramecium,* в частности один из наиболее крупных видов – *P.aureliwn.*

Инфузории могут размножаться как бесполым (митотическим делением), так и половым путем. Половое размножение – конъюгация – обеспечивает генетическую изменчивость популяции, тогда как аутогамия – присущий простейшим способ самооплодотворения – позволяет получать полностью гомозиготных особей уже во втором поколении.

Движение инфузории осуществляется с помощью ресничек, покрывающих всю поверхность тела. Движение ресничек координируется общим физиологическим механизмом, связанным с возбудимой мембраной.

Мутации, выявленные у инфузории, влияют главным образом на характер движения. Особи "дикого типа" в норме перемещаются вперед короткими "проплывами", которые прерываются поворотами на 90*. Такие повороты рассматриваются как проявление спонтанных реакций избегания.

Генетические нарушения – мутации – выявляются именно в характере движений этих животных (рис. 8.5). При рецессивной мутации *fast-2* инфузория очень быстро перемещается, совершая при этом большое число поворотов. Группа мутаций pawn (3 локуса, 62 мутации) характеризуется полным отсутствием реакции избегания, и клетка может двигаться только вперед (как пешка в шахматах). При *paranoiac* аномально усилены реакции избегания. Анализ физиологических процессов показал, что эти мутации нарушают нормальную функцию мембраны и почти не влияют на реснички. Существуют данные об аномальных электрофизиологических реакциях, соответствующих нарушениям разных типов.

Сложность строения этой группы организмов, в особенности инфузорий, у которых функции целого организма осуществляются в пределах одной клетки, не позволяет считать их удобным объектом для исследования мутаций, влияющих на поведение. Однако они могут быть использованы для оценки эффектов фармакологических агентов.

8.3.3. НЕМАТОДЫ

Свободно живущая почвенная нематода *Caenorhabditis elegans* была выбрана в качестве объекта исследования С. Бреннером в начале 70-х годов (рис. 8.6, а). Длина этого червя составляет около 1 мм, его репродуктивный цикл длится 3,5 суток. *C.elegans* – гермафродит, размножается самооплодотворением, откладывает до 300 яиц. Иногда в потомстве появляются особи только с мужскими половыми органами, которые спариваются с гермафродитами. Этот тип размножения дает дополнительные возможности для генетических исследований. У этого вида в гаплоидном наборе 5 аутосом и .^-хромосома. Построена почти полная карта генома *C.elegans.* По степени сложности строения тела и физиологических реакций эта нематода занимает промежуточное положение между *E. coli* и дрозофилой. Геном *C.elegans* состоит из 8-Ю^6 пар оснований, что в 20 раз больше, чем у *E.coli,* и примерно в 2 раза меньше, чем у дрозофилы. Около 83% генома нематоды составляют уникальные последовательности.

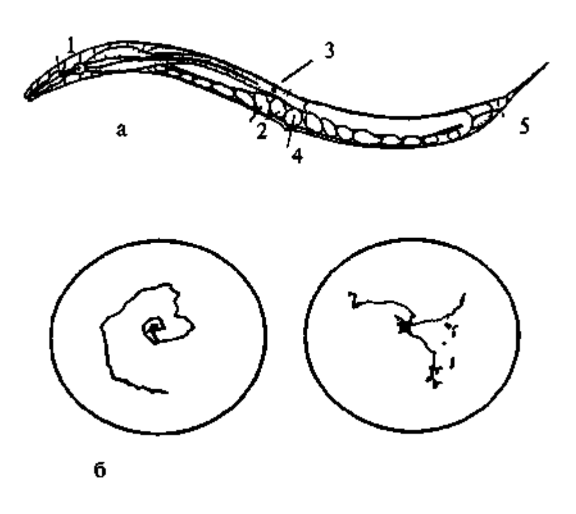


Рис.8.6. Относительно новый генетический объект: микроскопическая почвенная нематода *Caenorhabditis elegans.* а — схема анатомии червя: 1 — глотка; 2 — кишка; 3 — яйца; 4 — влагалище; 5 — анальное отверстие. б — следы на питательной среде агар-агаре, сделанные нематодой дикого типа с нормальными движениями (слева) и двумя нематодами с мутацией *bent—head,* влияющей и на скорость движения, и на координацию мышц туловища

Для нематод характерна *эвтелия,* т.е. наличие в организме фиксированного числа клеток. Тело *C.elegans* состоит из 1000 клеток, причем 302 (по другим данным 350) из них – это нейроны. Генетическое, анатомическое и физиологическое исследование этого объекта, предпринятое С. Бреннером, имело

несколько конкретных целей.

Во-первых, предполагалось создать пространственную картину связей всех клеток нервной системы с помощью электронномикро-скопического анализа многих тысяч серийных срезов.

Во-вторых, определялась химическая природа синапсов и выявлялись мутационные изменения, влияющие на поведение животного, последние сопоставлялись с изменениями в "рисунке" соединения клеток и/или химизме синапсов.

Описано несколько сот мутаций *C. elegans,* и примерно 2/3 из них затрагивают поведение. В спектр поведенческих изменений входят нарушения координации движений червя (рис. 8.6,6), аномалии строения тела, которые влекут за собой аномальные движения, изменения хемотаксиса, нарушение откладки яиц.

Примерно у половины мутантов с нарушенным поведением были найдены отклонения в строении нервной системы. Их можно разделить на 4 категории.

1. Изменения в клетках-предшественницах нейронов. Поскольку ход нормального развития нейронов из нейробластов изучен у этого вида достаточно хорошо, мутации в этих элементах легко обнару жить. Они могут проявляться в виде особенностей поведения на разных стадиях развития организма.

2. Изменения в специфичности синаптических связей. Поскольку соединения нейронов взрослой особи дикого типа уже известны, возникающие вследствие мутаций структурные изменения синапти ческих соединений можно с достаточной надежностью сопоставить с аномалиями поведения у таких животных.

3. Изменения в расположении отростков нейронов. Созданная полная топографическая карта нервной системы *C.elegans* позволяет выделить таких мутантов, у которых отростки нейронов идут к ано мальным мишеням. Такие мутации изменяют направление прораста ния и характер контактов у нейронов сразу нескольких классов. Оче видно, что изменения поведения при этом достаточно разнообразны.

4. Изменения в функции нейромедиаторов. Эту категорию эф фектов оказалось возможным проанализировать с развитием мето дов иммуноцитохимии и биохимии. Данные о медиа-горной специфич ности конкретных нейронов, как правило, оказываются неточными.

Электрофизиологические исследования этого объекта практически невозможны из-за его малого размера, поэтому сведения о нейрохимической специфичности нейронов того или иного класса сопоставляют с электрофизиологическими реакциями сходных групп клеток другой нематоды – *Ascaris.* У *C.elegans* обнаружены классические нейромедиаторы – ацетилхолин, ГАМК и биогенные амины.

Реакция на химические сигналы. Мутации, индуцированные химическими агентами, обычно бывают рецессивными и выявляются во втором поколении. Изучение поведения *C.elegans* и его изменений у мутантов показывает, что если у бактерий опознание химического вещества базируется на времени удержания следа, оставленного веществом на мембране и внутри клетки, то у *C.elegans* все обстоит сложнее. Так, например, мутант *slow* перемещается в 8 раз медленнее, чем особи дикого типа, но отыскание химических веществ, необходимых для питания, происходит у него без отклонений. Таким образом, для этой реакции время сохранения следа значения не имеет. Сопоставление градиента концентрации химического вещества вдоль тела червя также не может служить основой такой способности, так как мутанты, у которых изменены хеморецепторы хвостовой части тела, тем не менее, могут нормально отыскивать вещества. По всей видимости, основой реакции на химические вещества служит клинотаксис, т.е. движения, возникающие в результате оценки различий концентрации вещества с двух сторон тела. Поведенческим проявлением клинотаксиса, как считается, могут быть так называемые "рыскающие" движения головного конца.

Локомоция. Координация движений. В виду очень мелких размеров *C.elegans* основным методом выявления нарушений движения у него стала регистрация следов, которые червь оставляет на поверхности агара, служащего ему питательной средой. Примером мутаций, нарушающих движения, может служить *roller,* когда червь перемещается, переворачиваясь через головной и хвостовой концы, и *bent head:* при этой мутации изменена анатомия головного

конца, и вместо обычных "рыскающих" движений перемещение идет по спирали. Движения червя обеспечиваются элементами брюшной нервной цепочки. Ее нейроны и их соединения хорошо описаны, известны также и эмбриональные клетки-предшественницы этих нейронов. Выделяют пять классов нейронов, которые подразделяются на два главных типа: возбудительные нейроны, инициирующие движение животного вперед или назад, и тормозные нейроны, координирующие сокращения мышц двух сторон тела.

Мутации группы *Unc (uncoordinated)* были одними из первых, описанными у *C.elegans.* Аномалии движений при неврологических мутациях очень перспективны для исследования организации движений в норме.

Фенотипически группа мутаций *Unc* подразделяется на 3 категории:

1) животные либо сохраняют неподвижность в покое, либо при сти муляции, которая в норме побуждает их двигаться вперед или назад, сокращаются все мышцы одновременно; такие системные мутации затрагивают функцию тормозных нейронов, в частности влияют на распределение их отростков *(unc-30);* в других случаях нарушается синтез ГАМК;

2) животные не способны двигаться в одном из направлений (впе ред или назад), а при соответствующей стимуляции закручивают ся либо дорсальной, либо вентральной стороной кверху; установ лено, что в основе такого дефекта лежат аномальные связи ин тернейронов; в некоторых случаях отсутствует иннервация ряда мышц;

3) животные неспособны двигаться по прямой, не извиваясь; суще ствуют свидетельства того, что у таких мутантов аномалия затра гивает холинергические синапсы.

Реакция откладки яиц. Выход яиц из организма обеспечивают мышцы, иннервация которых идет от двух категорий нервных клеток, по-видимому, серотонинергических. Показано также, что ок-топамин эту реакцию тормозит, а его антагонист стимулирует. Описано около 40 мутаций, изменяющих процесс. При одной из них, например, нарушено собственно выведение яиц, и молодые особи вылупляются, оставаясь внутри родительского организма.

Мутации, влияющие на продолжительность жизни. Продолжительность жизни *C.elegans* – 18-21 день. Этот объект очень удобен для исследования молекулярно-генетических основ старения. Еще в начале работы с *C.elegans* была описана мутация *age-1,* при которой продолжительность жизни увеличивается до 34 дней.

Еще одна группа мутаций, влияющих на продолжительность жизни, связана с особенностями жизненного цикла этой нематоды. По окончании эмбриогенеза из яйца выходит личинка первой стадии (L1), которая затем проходит фазы L2, L3 и L4, после чего особь становится половозрелой. Однако в жизненный цикл этой нематоды может включаться еще одна, специфическая стадия – стадия покоящейся личинки, называемой дауером *(dauer)* – стадия *d.* В таком состоянии животное успешно переживает неблагоприятные средовые условия, например перенаселение или недостаток пищи. Стадия *d* может наступить в период после стадии L2 вместо L3. При восстановлении пригодных для жизни внешних условий из стадии *d* червь переходит в стадию L4.

В настоящее время предполагается, что в стадии *d* у животного происходит своеобразное выключение процессов старения, поскольку подобные покоящиеся личинки могут оставаться жизнеспособными на срок до 1 года. Выявлено семейство генов *daf,* участвующих в формировании стадии покоящейся личинки. Манипулируя условиями выращивания личинок с мутацией гена *daf-2,* можно получить особей, которые почти столь же жизнеспособны, как и особи дикого типа, но длительность их жизни значительно увеличена – до 43 дней. По существующим данным, у долгоживущих мутантов, отмечаются биохимические особенности, возможно связанные с изменением интенсивности процессов старения.

Пластичность поведения. Из всех описанных поведенческих реакций этой нематоды наиболее полно изучена реакция избегания в ответ на прикосновение. При стимуляции хвостового конца тела волоском червь реагирует продвижением вперед, при прикосновении к головному концу пятится назад. Неврологическим субстратом этих реакций является группа из 6 тактильных рецепторов, 5 пар интернейронов и 69 мотонейронов. Сочетание данных мутационного анализа и исследования фенотипа ряда мутантных форм (всего описано несколько сот таких мутаций) с микрохирургическими вмешательствами в ЦНСчервя с

помощью лазерного луча позволило установить подробную схему соединений нервных элементов этой сети. Важно отметить, что эффект мутаций проявляется всегда в виде целого набора морфофункциональных изменений, и даже внимательный поиск не обнаруживает мутаций, эффект которых проявлялся бы в аномалии какого-то одного элемента этой сети.

Несмотря на относительную простоту, поведение *C.elegans* может видоизменяться в результате накопления индивидуального опыта. Экспериментально показано, что у этих животных могут происходить процессы: неассоциативного обучения – привыкание к регулярно действующему стимулу (механическое сотрясение), расторма-живание привыкания и сенситизация. Каждая из личиночных стадий имеет специфические особенности в формировании привыкания к тактильным стимулам. Обнаружение в будущем мутаций, влияющих на процессы неассоциативного обучения, в сочетании с беспримерным уровнем изученности морфофункциональных основ поведения этих животных даст новое понимание механизма пластичности реакций нервной системы (подробнее см.: Rankin, Best, 1992).

Относительно новый генетический объект, каким является *C.elegans,* очень удобен для изучения молекулярных основ патологии человека. В рамках большой исследовательской программы по генетическим механизмам болезни Альцгеймера были проведены эксперименты с получением трансгенных нематод. Как известно, одним из типичных проявлений патологии при болезни Альцгеймера являются отложения так называемого бета-амилоидного белка в виде бляшек.

У трансгенных особей *C.elegans* ген *unc-54,* связанный с функцией мышц, был соединен с последовательностью оснований геном, кодирующим бета-амилоидный пептид. Этот чужеродный для нематоды ген экспрессировался, и его продукт был обнаружен. Анализ иммунореактивности в тканях таких генетически видоизмененных организмов позволил найти отложения, сходные с классическими бляшками бета-амилоидного белка, характерными для болезни Альцгеймера (см.: 8.6.5.5).

Таким образом, микроскопическая нематода как объект генетики поведения не только дает возможность исследовать нейроморфоло-гические основы примитивных реакций, но и становится удобным объектом для исследований по перенесению генетического материала (генной инженерии).

8.3.4. АПЛИЗИЯ

Аплизия, или морской заяц *(Apfysia califomica),* – объект, на котором проведены классические эксперименты по физиологии поведения моллюсков. В них продемонстрирована роль индивидуальных нервных клеток (так называемых индентифицированных нейронов) в формировании поведенческих реакций организма. Это новое направление – физиология поведения животных с "простыми нервными системами" (см.: Кенделл, 1980).

Исследование нейронных механизмов физиологических процессов у этого брюхоногого моллюска, например особенностей гормональной регуляции реакции откладки яиц, для которой известны все ее этапы, позволило перейти на молекулярно-генетический уровень и установить генную регуляцию группы конкретных ФКД из репертуара поведения этого животного.

Откладка яиц у аплизии обеспечивается цепью действий, включающую торможение локомоции, усиление дыхательных движений, специфические движения головы, с помощью которых жгут с яйцами вытягивается, сворачивается и приклеивается к субстрату. Эти события происходят вследствие активации сетей нейронов, которая является результатом координированного выделения нескольких пептидов. Пептиды, выделяющиеся железами репродуктивного тракта после копуляции, возбуждают нейросекреторные "пазушные" клетки. Они, в свою очередь, выделяют набор пептидов, которые воздействуют на разные нейроны моллюска. Возбуждение (или модуляция работы) пазушных клеток запускает сложную последовательность действий аплизии. Была выделена последовательность ДНК, кодирующая белок-предшественник, содержащий аминокислотные последовательности упомянутых пептидов. Считается установленным, что за формирование набора химических агентов, запускающих ФКД откладки яиц аплизии, отвечает один ген.

Сердечно-сосудистые реакции аплизии исследованы достаточно подробно в аспекте анализа функции пептидов (и их белков-предшественников), запускающих соответствующие

нейроны. Пептид с последовательностью аминокислот *Phe-Met-Arg-Phe,* так называемый *FMPF-иилш,* описанный впервые у моллюсков, известен тем, что иммунореактивность к нему обнаруживается у всех представителей животного царства.

Генетика аплизии в классическом понимании не изучена: данные о генетической изменчивости особей, о выявленных мутациях и даже о строении ее генома пока отсутствуют. В то же время исследования, проведенные на этом моллюске, оказали мощное влияние на формирование современных нейрогенетических представлений не только в области генетики поведения дрозофилы, как наиболее генетически изученного экспериментального животного, но и для нейрогенетики в целом (подробнее см.: Nambu, Kirk, 1992).

8Л.

Генетика поведения некоторых видов насекомых

8.4.1. МЕДОНОСНАЯ ПЧЕЛА

Медоносная пчела *Apis mellifera* – социальное насекомое, живущее большими семьями. Единственную плодовитую самку колонии – пчелиную матку – можно искусственно оплодотворить, используя сперму трутня нужного генотипа. Как известно, в размножении этих перепончатокрылых бесплодные рабочие особи колонии имеют 75% общих генов. В связи с таким способом размножения оценку генетической изменчивости пчел проводят, беря за единицу для анализа не отдельную особь, а пчелиную семью.

Классическая работа по генетике поведения пчел была проведена Н. Ротенбулером несколько десятилетий назад (RothenbuMer, 1967).

Пчеловодам было известно, что пчелы некоторых пород устойчивы к инфекции: не болеют американской гнильцой. Породы, устойчивые к этому заболеванию, имеют к своем поведенческом репертуаре специфические "гигиенические реакции". Пчелы каким-то образом обнаруживают ячейки, в которых находятся инфицированные личинки, и выбрасывают их из улья, препятствуя тем самым распространению болезни.

Генетический анализ – оценка поведения гибридов, полученных от скрещивания устойчивых к болезни и подверженных заболеванию пчел, показал, что это "гигиеническое поведение" детерминировано двумя независимыми генами, причем аллели, определяющие устойчивость к заболеванию, рецессивны (рис. 8.7).

Полученные в этом элегантном исследовании данные и сегодня остаются одним из немногочисленных примеров олигогенного наследования признаков поведения. Более подробно эти опыты изложены в учебнике Д.Мак-Фарленда (1988).

Движения пчел, которые они совершают при вскрытии ячеек и выбрасывании зараженных личинок, относятся к категории ФКД и обладают всеми характерными для них признаками. Данные движения выполняются насекомыми в полной форме без предварительного опыта и практически неизвестно, чтобы они видоизменялись при "тренировке". Более того, эти движения неспецифичны и характерны для вида в целом, а не только для каких-либо пород пчел. Все пчелы выполняют эти движения, однако у пород, подверженных заболеванию, частота этих ФКД чрезвычайно низка. Поэтому их поведение не может играть своей адаптивной роли: зараженные личинки остаются, и инфекция распространяется.

Генетические исследования фуражировочного поведения медоносной пчелы были проведены на селектированных линиях. Селекцию проводили по признаку "большое или малое количество собираемой пыльцы". После получения пятого поколения селекции провели скрещивание двух линий и проанализировали поведение гибридов *F1* и *F2,* а также беккроссов.

Помимо классического генетического анализа был также использован метод картирования "локусов количественных признаков" (см.: 8.6.6.4), позволяющий с помощью специальных молекулярных маркеров выявлять гены, участвующие в определении данного признака, т.е. находить их положение на той или иной хромосоме.

Рис.8.8. Голова падальной мухи с хоботком, который вытягивается при попадании на вкусовые рецепторы сладкого раствора

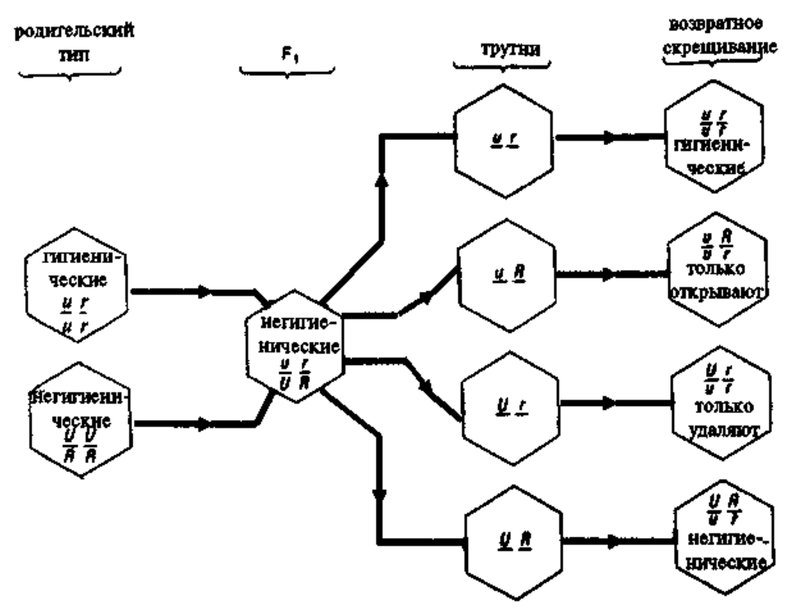


Рис.8.7. **Схема наследования признака "гигиеническое поведение" у медоносной пчелы (*см. текст*)**

Оказалось, что количество пищи, собираемое пчелой, детерминировано двумя локусами – *pln-1* и *pЫ-2* – в группах сцепления *Пи X.*

Генетические данные, полученные как характеристика особенностей фуражировочного поведения колоний, были подтверждены при исследовании поведения отдельных особей. Особи-фуражиры из линии с высокими показателями сбора пищи всегда приносили больше нектара или пыльцы, чем особи из линии с низкими значениями признака.

***8.4.2.* ПАДАЛЬНАЯ МУХА**

Генетика падальной мухи *(Phormia regina)* изучена очень слабо, в особенности по сравнению с дрозофилой. В то же время крупные размеры этого насекомого позволили Дж. Хиршу (J. Hirsch) и его коллегам еще в 70-е годы провести на этом объекте исследования по генетике обучения пищевой реакции, которые и по сей день остаются уникальными (Me Guire, Hirsoh, 1977).

Спомощыо специальной пипетки насекомое фиксируется так, чтобы можно было наблюдать, как оно вытягивает хоботок (рис. 8.8).

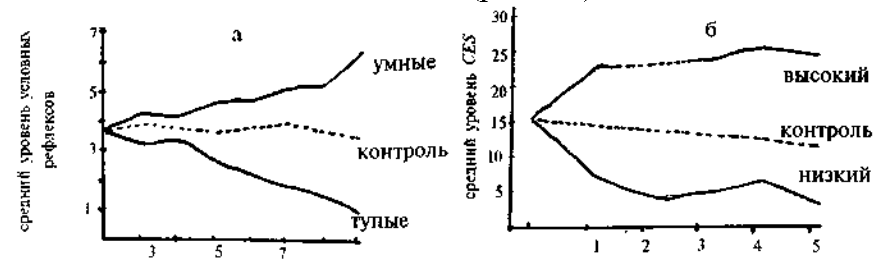


Рис.8.9. Ответ на отбор: а — по признаку "быстрое" или "медленное" формирование классического условного рефлекса (вытягивание хоботка при сочетании условного и безусловного вкусовых стимулов); б — на быстрое или медленное формирование "центрального возбужденного состояния" (*CES*)

Безусловной реакцией, на основе которой вырабатывается условный рефлекс, является вытягивание хоботка при нанесении на оральную область 0,5М раствора сахарозы. Нижние членики передней лапки, где расположены хемочувствительные нервные окончания, помещают либо в дистиллированную воду, либо в раствор какого-либо вещества (но не сахара). При такой схеме эксперимента у насекомого вырабатывается условная реакция вытягивания хоботка в ответ на хемосигналы, ранее не вызывавшие такой реакции. Однако, как это всегда бывает при развитии процесса обучения у примитивных животных, одновременно выявляется сильное влияние процесса сенси-тизации, т.е. изменения чувствительности эффекторной системы не за счет формирования ассоциативной связи, а как результат совместного действия ряда стимулов и возбуждения насекомого в результате фиксации. При исследовании пищевых реакций *Phormia regina* процесс сенситизации исследователи назвали центральным возбужденным состоянием

(central exitatory state – CES).

Чтобы отделить феномен формирования истинной ассоциативной связи от явлений *CES,* была разработана специальная схема эксперимента.

При такой последовательности стимулов двигательная безусловная реакция (вытягивание хоботка) в ответ на УС1 является отражением *CES,* т.е. следствием увеличения чувствительности к безусловному стимулу. Реакция же на УС2 отражает формирование условной связи; 10-минутный перерыв после сочетания стимулов способствовал угасанию *CES.* К. 15-му применению комплекса стимулов доля мух с условной реакцией росла, что свидетельствовало о формировании ассоциативной связи.

Стимулы:	УС1	+	УС2	+	БР	
Время действия:	4 с		4 с		1 с	+ 10 мин перерыва
Действие:	изолированное		совместное 1 сек			

С помощью искусственного отбора на быстрое и медленное образование ассоциативной связи получили две линии мух, различия между которыми по исследуемому признаку постепенно увеличивались в процессе селекции. Искусственный отбор на быстроту формирования *CES* дал иную картину динамики различий:уже после первого поколения отбора селектируемые линии стали резко различаться по быстроте формирования *CES,* однако дальше по ходу селекции эти различия оставались неизменными (рис. 8.9).

Столь разные ответы на отбор у двух признаков свидетельствуют о разном характере их генетической детерминации. Быстрый ответ с последующим параллельным ходом кривых (как в случае *CES)* свидетельствует о моногенном наследовании признака, тогда как постепенное расхождение кривых, соответствующих уровням признака в разных поколениях, – следствие его полигенной детерминации.

Поскольку падальная муха – достаточно крупный объект, который позволяет вести нейрофизиологические исследования с меньшими трудностями, чем, например, на дрозофиле, результаты селекционных экспериментов представляются особенно интересными для изучения нейробиологии классического условного рефлекса.

Исследование генетических закономерностей в проявлении физиологических признаков у "простых" объектов, информация о дифференциальной экспрессии нейрогенов в корреляции с разными функциями существенно помогают в формировании новых подходов к анализу генетики поведения у более сложных, но традиционных объектов – дрозофилы и лабораторных грызунов.

8.4.3. ДРОЗОФИЛА

8.4.3.1.ПОВЕДЕНЧЕСКИЙ РЕПЕРТУАР ДРОЗОФИЛЫ. Характерной чертой поведения насекомых (в том числе мух рода *Drosophila)* является преобладание в нем видоспецифических фиксированных комплексов действий. Однако наряду с ними в поведенческом репертуаре плодовой мушки имеются как более простые (таксисы), так и более сложные (реакции, приобретенные при обучении) феномены. Наиболее подробно изучено поведение *Drosophila melanogaster*.

Биологические ритмы. Характерный для дрозофилы ритм суточной активности обнаруживается не столько в уровне локомоции, сколько в частоте вылупления взрослых особей из куколок. Такие изменения в физиологических функциях очевидным образом модулируются чередованием света и темноты, однако, как это показано и для других животных, существуют также и внутренние механизмы поддержания околосуточных колебаний.

Фото-, гео- и другие таксисы. Это наиболее четкие, относительно примитивные реакции, выражающиеся в виде упорного перемещения насекомых в градиенте интенсивности света, концентрации химического вещества, геомагнитного поля и др. На стремлении мух перемещаться к свету (фототаксис) базируются методики исследования способности дрозофилы обучаться избегать неприятного запаха при его сочетании с ударом электрического тока.

Пищевое поведение. В ответ на вкусовое раздражение у мухи вытягивается хоботок. Эта безусловная реакция легла в основу выработки пищевого условного рефлекса у падальной мухи. Проведение таких исследований у плодовой мушки затруднено в связи с ее малыми

размерами, однако известно, например, что эта реакция сильно различается у самцов и самок. Более плодотворны проводимые на дрозофиле исследования генетического контроля пищевого предпочтения. Эту особенность поведения изучают как на личинках (поиск пищи), так и на взрослых особях в связи с выбором самкой пищевого объекта для откладки яиц.

Реакция на обонятельные раздражители. Особый аспект пищевого поведения мух представляет собой их положительная реакция на обонятельные сигналы – пищевые аттрактанты. Подобные реакции осуществляются по механизмам таксисов, однако конкретных данных об их физиологических механизмах немного. Эти таксисы достаточно часто используются в экспериментах по генетике поведения, для которых такая информация необходима. В частности, положительная реакция на пищевой аттрактант не обязательно бывает связана с высоким уровнем локомоторной активности.

Оборонительное поведение. Обонятельные сигналы могут вызывать и реакции избегания. К их числу относится бензальдегид, широко используемый в экспериментах с обучением дрозофилы. В качестве отрицательного воздействия, на основе которого можно сформировать условную реакцию избегания, используется раздражение электрическим током. Физиологические корреляты такого воздействия изучены мало.

Половое поведение. У двукрылых, и в частности у дрозофилы, этот вид поведения организован достаточно сложно. Собственно спариванию предшествует более или менее интенсивно выраженное поведение ухаживания, функция которого – активация обоих партнеров (см.: рис. 8.1). Процесс ухаживания включает в себя несколько стадий. Первая из них – это стадия ориентации, когда самец занимает перед самкой положение, перпендикулярное продольной оси ее тела. Во время второй стадии он осуществляет вибрацию крылом, повернутым в горизонтальной плоскости на 90°. Эта фаза очень вариабельна по длительности (она укорочена при мутации *yellow)* и по "рисунку" отдельных пачек сигналов, а также интервалов между ними. Затем следуют стадии облизывания гениталии и собственно садки.

После копуляции у самки развивается временная половая невосприимчивость, а в ее организме образуется химическое вещество, вызывающее у самцов реакцию избегания. Это специфическое вещество цкс-вакцинилацетат называется антиафродитным феромоном. Генетические исследования полового поведения некоторых мутантов (см.: 8.4.3.5) показали, что самец, который сделал неудачную попытку ухаживания за невосприимчивой самкой, в дальнейшем, в течение примерно 2 ч воздерживается от ухаживания даже за рецептивными самками. Иными словами, **мухи** обнаруживают способность к торможению поведенческой реакции вследствие неприятного раздражения, т.е. они обучаются после единственного сочетания условного (вид самки) и безусловного (антиафродитный феромон) сигналов.

Обучение. Способность дрозофилы к обучению реакции избегания электрического тока исследуется в специальных установках с помощью методики "обратного потока" (см.: 8.4.3.6). Этот метод позволяет быстро тестировать большое число особей, что особенно важно при поиске мутантов с измененным поведением.

Очевидное адаптивное значение в жизни дрозофилы в естественных условиях имеет недавно описанная способность этих насекомых обучаться подавлению локомоторной активности. В экспериментах, проведенных в Институте физиологии им. Павлова РАН Н.Г. Камышевым с соавт. (1994), четко продемонстрировано, что исходный уровень локомоторной активности мухи достоверно снижается, когда ее подсаживают к группе из 10 других мух, причем это снижение нельзя объяснить ни реакцией на какие-либо вещества, ни безусловнорефлекторным торможением активности, ни привыканием.

Снижение двигательной активности мух выражается, в частности, в укорочении длительности отдельных "пробежек" и снижении числа контактов особей между собой. Оно имеет условнорефлек-торную природу и является результатом формирования инструментального навыка подавления активности в результате отрицательного опыта: при контактах мухи обмениваются "ударами" конечностей, что играет роль наказания. В естественных условиях, при скоплении дрозофил на источнике пищи – гниющих фруктах – способность к подобному обучению, видимо, обеспечивает оптимальное использование пищевых ресурсов, а это, несомненно, способствует выживанию.

8.4.3.2. МУТАЦИИ ОТДЕЛЬНЫХ ГЕНОВ. ПЛЕЙОТРОПНЫЕ ЭФФЕКТЫ. **Пер**воначальное накопление информации по генетике поведения дрозофилы происходило при исследовании плейотропных эффектов отдельных мутаций, влияющих на цвет глаз и тела. Выше (см.: 8.2.2) уже упоминалось о плейотропном эффекте мутации *yellow,* когда у самцов достоверно снижается способность к ухаживанию: у них сильно укорочена во времени фаза "вибрации". Эти особи проигрывают в ситуации конкуренции с самцами других генотипов, однако в целом линии с мутацией *yellow* размножаются в нормальном темпе за счет увеличенной половой активности самок.

Ген *ebony,* который изменяет цвет хитиновых покровов мухи, также оказывает плейотропный эффект на ее поведение. Эта мутация сопровождается изменением содержания дофамина в мозге и изменением двигательной активности мух, что в свою очередь сказывается на уровне половой активности обоих партнеров.

При мутации *black* в организме дрозофилы не синтезируется бета-аланин, хотя его усвоение возможно. Введение бета-аланина только что вылупившимся мухам предотвращает плейотропные эффекты этой мутации. Такие особи фенотипически нормальны.

8.4.3.3. МУТАЦИИ КИНУРЕНИНОВОГО ПУТИ ОБМЕНА ТРИПТОФАНА У ДРОЗОФИЛЫ И МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ В 70–80-е годы в Институте физиологии им. Павлова АН СССР было проведено обширное исследование эффектов мутаций медоносной пчелы и дрозофилы, нарушающих метаболические превращения триптофана в той его части, которая связана с синтезом так называемых кинуренинов – веществ, непосредственно участвующих в образовании пигментов глаз насекомых (Пономаренко и др., 1975).

Ниже схематически представлены основные этапы этого обмена с указанием места возникновения дефекта (т.е. аномалии обмена) при разных мутациях у представителя отряда двукрылых – *Drosophila melanogaster* и у представителя перепончатокрылых – *Apis mellifera.* Стрелкой показаны участки цепи метаболических реакций, которые страдают при соответствующих мутациях.

Триптофан → **Кинуренин (коричневые пигменты глаз насекомых)**
Триптофан → **Серотонин (проведение возбуждения в синапсах)**

Физиологический анализ эффектов этих мутаций у обоих видов показал, что эффекты сходны между собой и практически параллельны у дрозофилы и у пчелы, и что в целом они связаны с модуляцией уровня возбудимости ЦНС, в частности уровня двигательной активности.

Этап	Пч	Д
Триптоф	*Sno*	*Ve*
Формилк		
Кинурен	*Ivo*	*Ci*
Оксикин		
Ксантом	*cha*	*C*

Мутация *chartrese-red* пчелы, например, сопровождается изменениями возбудимости нервно-мышечного аппарата и ритма танца и накоплением в организме промежуточного метаболита З'-гидрокси-кинуренина. У дрозофилы эти мутации вызывают модуляцию уровня двигательной активности, увеличение длительности наркоза при действии эфира, снижение возбудимости нервно-мышечного аппарата.

Физиолого-биохимическое исследование показало, что основной причиной сходства эффектов таких мутаций является накопление в организме насекомых обоих видов избыточных количеств серотони-на. Эта интересная генетическая модель показывает, насколько сложными и неожиданными могут быть поведенческие эффекты мутаций, которые внешне выражаются всего лишь в изменении цвета глаз.

8.4.3.4. ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ РАЗНЫХ ФОРМ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ ДРОЗОФИЛЫ. СУТОЧНЫЙ РИТМ. Для анализа общебиологических закономерностей контроля жизнедеятельности не только насекомых, но и других групп животных представляют интерес генетические изменения суточного ритма. Исследуются, например, мутации дрозофилы, изменяющие длительность циркадного (суточного) ритма уровня двигательной активности мух и ритма массового вылупления взрослой формы из куколки. При мутации в локусе *arythmic* суточные колебания активности отсутствуют; мутации в локусе *period,* либо укорачивают цикл активности *(short period)* до примерно 19 ч, либо удлиняют его *(long period)* до примерно 28 ч. При мутации *per 0* суточный ритм практически

отсутствует.

У разных видов дрозофилы описано около 10 мутаций, влияющих на суточный ритм. Они обнаруживаются как в их воздействии на суточные колебания локомоторной активности, так и в модуляции периода массового вылета взрослых особей из куколок. Ритмичность физиологических процессов, влияющих на локомоцию и приуроченность вылупления к определенной фазе циркадного ритма, обусловлена согласованием световосприятия с работой эндогенного водителя ритма (пейсмейкера).

Это было показано при исследовании аутосомной рецессивной мутации *lime,* когда ритмичность вылупления при определенных условиях поддерживается, однако смена света и темноты не может запускать ритм.

Геотаксис. Первые систематические и подробные эксперименты по генетическому контролю геотаксиса у *Dr. melanogaster* провел в 60-е годы Дж. Хирш (см.: Эрман и Парсонс, 1984). Геотаксис, т.е. перемещение мух. ориентированное относительно силы тяжести, оценивали с помощью специально сконструированных лабиринтов (рис. 8.10).

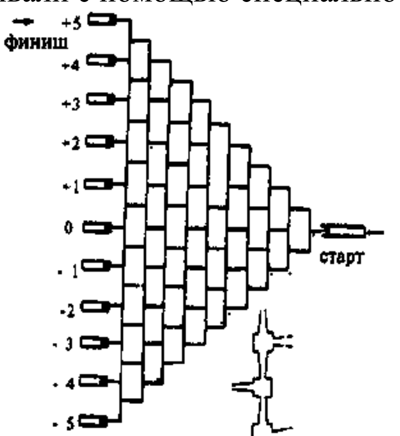


Рис. 8.10. **Лабиринт для изучения геотаксиса у плодовой мушки.**
Данная конструкция располагается вертикально, и муха, запущенная на "старте" до того, как она доберется до "финиша", должна преодолеть некоторое число разветвлений лабиринта, в каждом из которых она может повернуть вверх (против силы тяжести) или вниз (в направлении силы тяжести). На финише мух собирают из ряда пробирок, причем в самой верхней оказываются насекомые с наиболее выраженным отрицательным геотаксисом, в нижней — с максимально развитым отрицательным фототаксисом. Отдельно показано устройство звена-разветвления: сужение перед поворотом не позволяет мухе вернуться назад

Использовали вертикально расположенный лабиринт, представляющий собой систему соединенных друг с другом модулей, в каждом из которых муха может выбрать между поворотом в одну сторону, который ведет ее вверх, и поворотом в другую, при котором она спускается вниз. Обычно использовали 10- или 15-модульный лабиринт. Группу мух помещали в единственную пробирку, расположенную на стартовой стороне лабиринта, и давали им возможность перемещаться в направлении другой стороны лабиринта. Привлекательными стимулами были либо запах пищи, либо свет (рис. 8.10). Поскольку на финишной стороне лабиринта находится не одна, а 10 или 15 пробирок, расположенных на разной высоте по отношению к стартовой, то происходит сортировка мух по уровню проявления их геотаксиса. Такая методика позволяет провести отбор на положительный и отрицательный геотаксис у дрозофилы (рис. 8. 11), причем селекция происходит очень быстро. В дальнейшем было проведено аналитическое исследование роли "вклада" генов каждой из хромосом дрозофилы (за исключением 4-й) в обеспечение отрицательного и положительного геотаксиса. Это оказалось возможным благодаря использованию специальных линий, которые несли доминантные маркеры, а также инверсии, препятствовавшие кроссинговеру определенных хромосом. Была получена количественная характеристика линий дрозофилы, селектированных на разные уровни геотаксиса, и определена степень участия разных хромосом в детерминации этого признака (подробнее см.: Эрман, Парсонс, 1984).

Рис.8.11. **Уровень геотаксиса у трех линий дрозофилы — контрольной (неселектированной) линии и линий, селектированных соответственно на отрицательный и положительный геотаксис.**
По оси ординат — доля животных (в процентах), обнаруживших тот или иной индекс геотаксиса

отрицательный
без отбора
положительный
100
80
60
40
0
20
0
-7,5
-3,5
0
+3,5
+7,5
показатель геотаксисиа

Поведение мух, селектированных на отрицательный геотаксис в течение 181 поколения, имело целый ряд особенностей, привнесенных процедурой тестирования в лабиринте. Оказалось, что параллельно с отбором на крайние

значения геотаксиса эти мухи подвергались неосознанному отбору: на устойчивость к высыханию и способность переносить длительные периоды голодания, поскольку перемещение некоторых мух занимало до нескольких часов и многие из них погибали; на сниженный уровень двигательной активности, поскольку более активные насекомые имели тенденцию к гибели; на усиление стереотипии в поведенческих реакциях, поскольку мухи, обладающие крайними значениями геотаксиса, имели тенденцию делать повороты в одну и ту же сторону, в том числе и в лабиринте, который был расположен горизонтально; на сниженный уровень "клаустрофобии", поскольку мухам приходилось преодолевать суженные участки пробирок при переходе из одного блока лабиринта в другой и некоторые насекомые не справлялись с этим.

Результаты экспериментов показывали сложность поведения дрозофилы и возможность формирования иных, чем предполагалось изначально, ответов на отбор. Подобное явление относится к так называемым коррелированным ответам, достаточно подробно изученным также в экспериментах по генетике поведения грызунов (см.: 8.6.3.1).

Фототаксис. Следующий этап в накоплении информации о генетических основах поведения дрозофилы связан с именем американского ученого С. Бензера (1975), в работах которого был использован целый комплекс экспериментальных подходов.

В частности, был активизирован поиск неврологических мутантов, и с этой целью были разработаны специальные приемы массового тестирования мух.

Отбор потенциальных носителей аномалий проводили с помощью метода обратного потока (рис. 8.12). По выражению Бензера, этот способ позволял сортировать мух, как молекулы. Сущность его заключалась в следующем. Разделяли мух, которые двигались внутри трубки в направлении источника света, и тех, которые оставались на месте. Процедура повторялась несколько раз. В результате была получена серия групп насекомых, у которых выраженность исследуемого признака варьировала от минимального до максимального значения.

На следующем этапе из числа мух с положительным фототаксисом следовало отделить более активных особей от тех, которые энергичнее шли именно на свет. Мух с отрицательным фототаксисом также разделяли на малоактивных и на тех, которые избегали света. Сэтой целью мухам предлагал ось двигаться в трубке от источника света. В результате можно было получить 5 групп насекомых, 4 из которых попарно различались либо по знаку фототаксиса, либо по уровню активности, у 5-й группы фототаксис отсутствовал (они не реагировали на свет) и были малоактивными (рис. 8.13). Полученные группы насекомых, достоверно различавшиеся по поведению, можно было исследовать нейрофизиологически. Запись электрических потенциалов глаза показала, что у части особей электроретинограмма отсутствовала. В ряде случаев у молодых мух электрическая реакция глаза на свет была нормальной, но затем происходила дегенерация фоторецепторов.

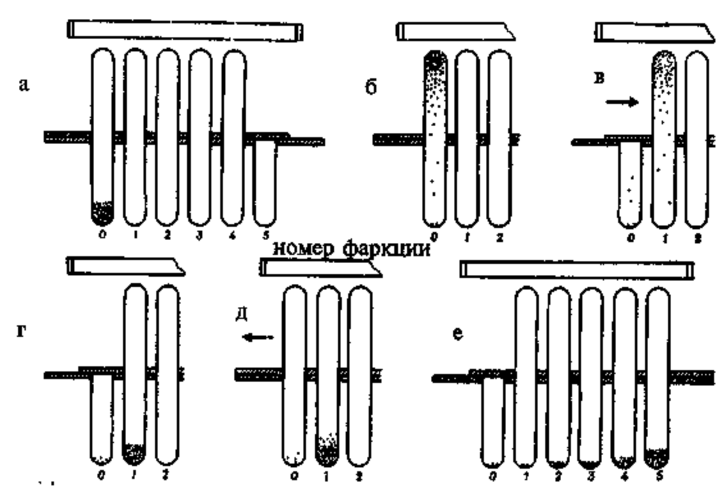


Рис. 8.12. Прибор для "сортировки" мух методом обратного потока. Аппарат состоит из двух групп пробирок, укрепленных в двух штативах, которые можно сдвигать относительно друг друга. Мух помещают в пробирку 0, после этого аппарат ставят вертикально и легким постукиванием сбрасывают их на дно пробирки. После этого всю систему кладут плашмя, так чтобы верхние концы пробирок были обращены к свету (а). Мухи, обладающие фототаксисом, движутся к свету, а другие остаются в темном конце (б). Через 15 с обращенный к свету (на рисунке — верхний) ряд пробирок сдвигают вправо (в) и снова стряхивают мух вниз (г). При этом мухи, реагировавшие на свет, попадают в пробирку 1. "Верхний" ряд пробирок сдвигают влево (д) и после перемещения системы в горизонтальное положение дают возможность мухам, проявившим фототаксис, снова бежать к свету. Процедуру повторяют 5 раз. В результате наиболее активные мухи оказываются в пробирке 5, несколько менее реактивные — в пробирке 4 и т.д. (е)

Особенности формирования аномального фенотипа у мутантов с нарушенным зрением были исследованы в экспериментах с гинан-дроморфными мозаиками (см.: 8.5.3.2). Первой в этом ряду была классическая работа А. Хотта и С. Бензера, кратко изложенная выше.

Рис. 8.13. Схематическое расположение пяти групп мух, отсортированных методом обратного потока (см. рис. 8.12) по разному уровню активности и разному уровню (и знаку) фототаксиса. 1 — мухи с отрицательным фототаксисом; 2 — медлительные мухи; 3 — мухи без фототаксиса и с невысокой активностью; 4 — "бегуны"; 5 — мухи с нормальным положительным фототаксисом

Проявление признака – аномальные зрительные реакции – исследовали у особей, часть клеток которых не имела Х-хромосомы. В таких клетках (они развились по "самцовому" типу) обнаруживался эффект упомянутых выше рецессивных генов, влиявших на фенотип.

Судорожные состояния. Еще одна группа аномалий с мутациями в Х-хромосоме была обнаружена случайно при наркотизации мух в ходе очередной серии опытов. Оказалось, что у этих особей при действии эфирного наркоза развиваются быстрые подрагивания конечностей или вспышки некоординированных движений, которые распространяются среди группы мух наподобие цепной реакции. Наиболее полно описаны мутации *shaker (sh)* и *hy-perkinetic (hk),* в частности выявлены аллели гена *hk,* при которых мухи резко подпрыгивают и падают на спину при внезапном появлении в поле зрения движущегося предмета.

В знаменитых экспериментах американских ученых К. Икеды и В. Каплана в начале 70-х годов с помощью метода гинандроморф-ных мозаиков был прослежен путь проявления таких аномалий. Анализ физиологических процессов у особей, ткани которых представляли собой "мозаику" из участков нормального и мутантного генотипов, показал, что подергивание лапок при эфирном наркозе наблюдается не у всех мух. Мотонейроны, отвечающие за движения конечностей, располагаются в торакальном ганглии. Если ткань этого ганглия оказывается полностью или частично мутантной, то движения всех или части конечностей аномальны. Если же ткань торакального ганглия не несла мутантного аллеля, то аномальных подергиваний конечностей не было, даже если выше расположенные участки ЦНС (надглоточный ганглий)

были мугантными. Таким образом, для проявления эффекта мутации принципиально важным оказывается экспрессия мутантного аллеля в нервных клетках, непосредственно проецирующихся в мышцы (рис. 8.14).

8.4.3.5. **МУТАЦИИ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ.** У большин-

ства видов животных собственно копуляции предшествует ритуал ухаживания, в процессе которого партнеры по очереди осуществляют видоспецифические движения (ФКД). Половое поведение дрозофилы намного примитивнее, чем у птиц и млекопитающих, коммуникационные процессы которых трудны для исследования именно из-за их сложности. У дрозофилы простота и четкость взаимодействий партнеров при спаривании видоизменяются в результате некоторых мутаций, что позволяет уточнить сложную мозаику их чередования.

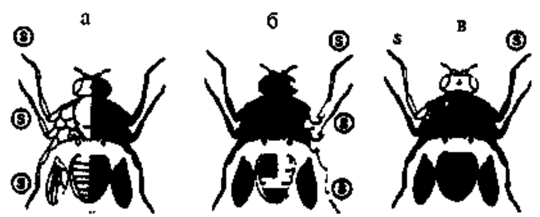


Рис. 8.14. **Типы мозаичности фенотипа у гинандроморфных особей *D. melanogaster* по мутации *hyperkinetic*.** Ткани самца светлые, ткани самки темные. s — дрожащие лапки, в области их проекции в грудном ганглии обнаружены аномальные разряды. а — половина тела мухи нормальная, другая половина мутантная; б, в — мутантные ткани почти всего тела

Уже упоминалось о влиянии мутации *yellow* на фазу вибрации при ухаживании самца: она оказывается укороченной, и уровень стимуляции самки, необходимый для продолжения ритуала ухаживания, достигается только потому, что возбудимость самок этой линии выше, чем у самок дикого типа. Нарушение нормального ритма вибрации происходит и при мутации *cacophony*.

Частота биений крыла, длительность отдельных "пульсов" и интервалов между ними – это признаки, по которым различаются близкие виды, обеспечивая межвидовую изоляцию. Так, например, виды-двойники – *Dr.simulans и Drjacuba* – различаются "рисунком" видовой "песни"-вибрации. Поскольку движения крыла при вибрации – это пример примитивного инстинктивного движения, по своим свойствам относящегося к ФКД, генетические различия подобного рода подтверждают предположение о существовании резерва генетической изменчивости, обеспечивающего варьирование частоты выполнения ФКД (см.: 8.2.5).

Генетический контроль ухаживания очевидным (а может быть, и тривиальным) образом связан с процессом половой дифференци-ровки, поскольку мутации, затрагивающие последнюю, влияют и на поведение ухаживания. Выше упоминалось о том, что после спаривания в половых путях самки образуется специальное сигнальное вещество – антиафродитный феромон г<мс-вакцинилацетат. Процесс его формирования сложный. Оказалось, что образование сигнальных веществ этой группы связано с генотипом самца, спаривание с которым было успешно завершено. В сперме самца присутствует специфический фермент из группы эстераз, конкретная изоферментная форма которого детерминируется определенным ал-лелем данного локуса.

Именно его каталитическая активность в половых путях самки продуцирует (или не продуцирует) г<ис-вакцинилацетат.

Роль поведения самки в осуществлении самцом ритуала ухаживания была проанализирована еще в 70-е годы с использованием метода гинандроморфных мозаиков (см.: 8.5.3.2). Половое поведение мозаичных по "составу" своего тела мух, у которых доли "самцовых" и "самочьих" тканей различались, в разных условиях варьировало. Однако для процедуры простого преобладания "самочьих" черт строения было недостаточно. Критическими в этом отношении оказались определенные участки тела, а именно спинные хитиновые щитки – тегриты, щитки у основания ног – стерниты, а также область грудного интегумента (покрова). Когда эти участки имели генотип самки, то, даже если по другим морфологическим признакам муха была похожа на самца, она вызывала у самцов четкую реакцию ухаживания. Было показано, что ухаживание, в частности фаза вибрации, запускается обонятельными ключевыми раздражителями (феромонами), источником которых и являются указанные участки тела.

Исследование полового поведения гинандроморфных мозаиков показало, что эффекты разных мутаций определяются изменениями в разных участках ЦНС мухи. Отставление крыла и ориентация самца относительно самки, нарушающиеся при некоторых мутациях, связаны с

работой надглоточного ганглия. Она повреждается при мутациях *fruitless* и *celibate,* и это ведет к нарушению копуляции. Изменение видоспецифической "песни"-вибрации при мутации *cacophony* связано с дефектом в торакальном ганглии мухи. О сложности механизма ритуала ухаживания говорит и тот факт, что он изменяется при мутациях в локусе *per,* когда нарушается и цир-кадная ритмика ряда процессов (см. выше). Возможно, что физиологические механизмы, обеспечивающие ритмические осцилляции, и механизмы, координирующие последовательности действий при ухаживании, либо управляются из одного отдела ЦНС, либо связаны с функцией одной медиаторной системы (рис. 8.15).

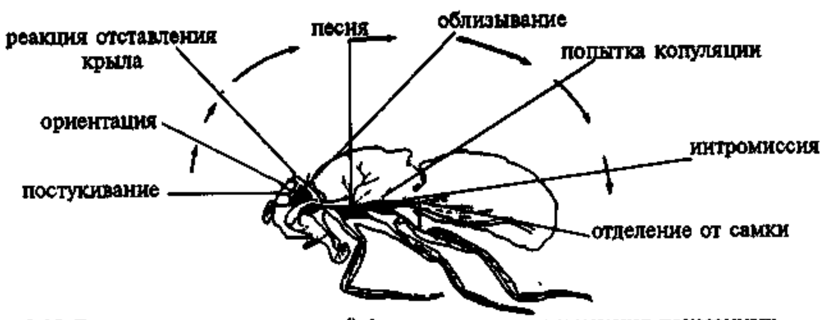


Рис. 8.15. Гены, которые в мутантной форме вызывают изменения показанных на рисунке поведенческих реакций; их экспрессия в ЦНС

8.4.3.6. МУТАЦИИ ОБУЧЕНИЯ И ПАМЯТИ У ДРОЗОФИЛЫ.

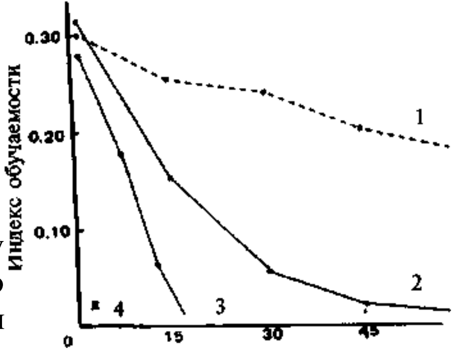
Для массового тестирования поведения мух широко используется метод "обратного потока" (см. рис. 8.12). Несложное техническое устройство, которое позволяет "фракционировать" мух с разной выраженностью соответствующего признака, используется практически во всех исследованиях, связанных с обучением дрозофилы (рис. 8.16).



Рис. 8.16. Выработка реакции избегания у дрозофилы.
а — обучение: мухи, помещенные в пробирку, двигаются в направлении источника света и подвергаются действию удара тока в присутствии одного (О) или другого (М) пахучего вещества. Через некоторое время (б) мух тестируют (в): оценивают их реакцию избегания (по подавлению фототаксиса) на вещества О и М в отсутствие удара тока

Группу из 30–50 мух помещают в специальную трубку, внутри которой они могут перемещаться в направлении, например, источника света. В тестовую трубку подают пары вещества, обладающего сильным, но индифферентным для них запахом. Продувание паров пахучего вещества сопровождается подачей электрического тока на специальные металлические пластины-электроды, протянутые вдоль всей трубки. Включение тока вызывает у мух оборонительные реакции. По прошествии определенного интервала времени их можно тестировать повторно, предлагая на этот раз только запах, но не включая электрический ток. При этом регистрируют число мух, которые все-таки переместились в направлении света при предъявлении условного (запахового) сигнала, несмотря на то что ранее она сопровождалась неприятным стимулом. Это число мух сопоставляется с данными по той же группе насекомых, когда они просто перемещались в градиенте нового для них, но также нейтрального запаха.

Рис.8.17. Сохранение памяти у нормальных мух (1), а также у неврологических мутантов дрозофилы — *amnesiac* (2) и *turnip* (3) (гетерозиготы); 4 — выполнение навыка мухами, гомозиготными по *dunce* и *turnip* (*Мак-Фарленд, 1988*)



Достоверность различий в реакциях на запах с "наказанием" и на истинно нейтральный запах (получавшие удар тока мухи двигались к свету медленнее) свидетельствовала об

имевшем место научении насекомых.

При описании эффектов наиболее известных мутаций, вызывающих аномалии обучения и памяти, таких как *dunce (dnc), turnip (tur), cabbage (cab), rutabaga (rut), zuccini (zuc),* локализованных в *X-хромо*-соме, было продемонстрировано, что процесс восприятия запаха у таких мух не изменен, т.е. сенсорная функция не нарушена, следовательно, дефект связан с нарушением других функций ЦНС.

При мутации *dnc* резко сокращается время существования следа краткосрочной памяти. Через 10–15 секунд после сочетания стимулов эти мухи уже "не помнят", что получили наказание. У мутантов *rut* изменена не только краткосрочная память, но страдает и сам процесс обучения. Мутации *tur* и *amnesiac (amn)* также характеризуются сильно нарушенной памятью, хотя и в меньшей степени, чем *dnc.*

Полученные в экспериментах мутации, влияющие на процесс обучения реакции избегания удара тока и на хранение следов памяти, были в дальнейшем проанализированы с точки зрения изменений естественного поведения мух. Напомним, что в нормальных условиях самец дрозофилы делает попытку ухаживать за любыми самками, в том числе и за невосприимчивыми к ухаживаниям после оплодотворения. Последние на попытку уха живания отвечают, как уже отмечалось, специфической реакцией выделения антиафродитного феромона, что время после сеанса бучения, мин вызывает у самца длительное (1–2 ч) подавление готовности к спариванию даже с рецептивными самками. Оказалось, что самцы с мутацией *dnc* готовы ухаживать за любыми самками (и даже за самцами) сразу же после контакта с оплодотворенной самкой. Мухи с мутацией *amn,* при которой дефект памяти незначителен, "помнят" об опыте отрицательного взаимодействия несколько дольше. Мутация *amn* нарушает также готовность самок к спариванию (рис. 8.17).

Исследование нейрохимических коррелятов обучения и памяти у дрозофилы послужило мощным толчком к большой серии работ, посвященных роли генетического аппарата клетки в формировании следа памяти. На первых этапах такого исследования было выявлено, что данная группа мутационных изменений поведения характеризуется нарушениями в работе системы вторичных посредников, а именно в ферментной системе синтеза и деградации циклического аденозинмонофосфата, а также ферментных систем, связанных с последующим фосфорилированием белков.

Было показано, что ген *dnc* – это структурный ген фосфодиэсте-разы II дрозофилы. Найдена гомология между нуклеотидной последовательностью этого гена и последовательностью, кодирующей белок-предшественник гормона откладки яиц аплизии (см.: 8.3.4). Этот факт интересно сопоставить с описанной для мутантов по *dnc* стерильностью самок, когда образование яиц сохраняется, но самка не может их отложить.

Далее было продемонстрировано, что при мутации в локусе *rut* нарушено свойство аденилатциклазы активировать кальций калмо-дулина. При мутации *tur* ослабляется активность протеинкиназы С, а также гуанилатциклазы с одновременным снижением числа рецепторов моноаминов. При мутации *amn* повышается уровень цАМФ.

Участие системы вторичных посредников в формировании следа памяти обнаружено у аплизии, дрозофилы и млекопитающих (у мышей).

Общая схема влияния системы вторичных посредников на формирование памяти достаточно сложна, но очень упрощенно ее можно представить следующим образом. Внутриклеточный уровень цАМФ формируется вследствие активации аденилатциклазы под действием нейромедиатора. Циклический монофосфат, связываясь с протеин-киназой А, вызывает высвобождение каталитических субъединиц этого фермента, которые уже в ядре фосфорилируют так называемый белок *CREB* (cAMF response element binding protein) в положении *Ser-133. CREB* относится к категории регуляторных белков – транскрипционных факторов. В свою очередь он активирует ряд генов. Система активации *CREB* является звеном в цепи событий, участвующих в сохранении следа памяти в нервной системе апли-зии, долговременной памяти дрозофилы (Yin et al., 1994) и мыши (Bourchaladze et al., 1994; см. также: 8.6.3.3).

8.5.

Генетический контроль нейрогенеза. Краткие сведения

S.S.I. СОВРЕМЕННАЯ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ

При анализе генетического контроля развития нервной системы (нейрогенеза) исследователи концентрируют внимание на общих закономерностях процесса, на особенностях формирования нервных клеток, а также на эффектах отдельных генов в этих процессах. Очевидно, четко разграничить указанные группы вопросов удается далеко не всегда.

Также как и в биологии развития в целом, ключевой вопрос в изучении нейрогенеза – определение того, как (и почему) экспрессия группы генов происходит в данный момент и в соответствующем участке ткани. Понятно, что эти процессы регулируются не только генетической программой, действующей в конкретной группе клеток, но и внешними по отношению к нейронам процессами.

В качестве примера такого взаимодействия можно рассмотреть процесс нейрогенеза при доминантной неврологической мутации мыши *Lurcher,* при которой у гетерозиготных особей в возрасте 2 недель гибнут все клетки Пуркинье мозжечка. Эта гибель – результат прямого действия мутантного аллеля гена *Lc* именно в этих клетках. В то же время показано, что последующая дегенерация 90% гранулярных клеток – это вторичный эффект, следствие отсутствия клеток Пуркинье. Клетки Пуркинье в норме способствуют формированию нормальных синаптических контактов гранулярных клеток, а отсутствие нормально развитых синапсов ведет к постепенной дегенерации гранулярных клеток.

Очевидно, что нейрогенез представляет собой не серию сменяющих друг друга стадий, а процесс, в ходе которого происходит непрерывное взаимодействие сигналов, поступающих из внешней среды, и информации, считывающейся с генома. В схематической форме, однако, нельзя обойтись без условного деления процесса развития на стадии. Это деление проводится и в соответствии с современной эпигенетической концепцией. Последовательные стадии развития можно представить в виде схем, в которые входит ряд компонентов. Успех каждой стадии развития обеспечивается наличием следующих компонентов: фенотипа – *P,* продуктов экспрессии определенных генов </, и существованием некоторого набора внешних условий, которые могут варьировать в определенных пределах:

$$P1 + G1 + E1 \rightarrow P2;$$

$$P2 + G2 + E2 \rightarrow P3 \text{ и т.д.,}$$

где *PJ* – это фенотип зиготы, *P2* – фенотип следующей стадии. При развитии нервной системы картина усложняется тем, что в категорию "внешних" условий попадают влияния, идущие от других, параллельно развивающихся глиальных и нервных клеток, которые по фенотипу и паттерну экспрессии генов не идентичны нейрону (или группе нейронов), интересующих нас в данный момент. Общий анализ показывает, что на нейрон действуют продукты экспрессии генов, которые можно условно разделить на 4 категории в зависимости от особенностей их экспрессии. Это гены, которые экспрессируются в дифференцирующихся нейронах, в нейронах других групп, в глиальных клетках и на уровне всего организма.

Схему хорошо иллюстрируют примеры развития нервной системы дрозофилы. Еще до появления первых эмбриональных закладок, во время образования трехслойного зародыша, на стадии нервного валика, т.е. в период, когда нервной системы еще нет, общий план ее строения уже начинает формироваться. Генетический контроль процесса в эти периоды трудно отделим от формирования общей схемы тела (подробнее см.: Корочкин, 1989, 1991, 1992).

8.5.2. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ОБЩЕЙ СХЕМЫ ТЕЛА

Дрозофила. В настоящее время достаточно много известно о генах, контролирующих формирование общей схемы тела животного. Группы генов, экспрессия которых обеспечивает формирование общего плана строения эмбриона, обнаруживают неслучайный уровень гомологии у всех изученных организмов. Большая часть этой информации получена на дрозофиле.

Еще до оплодотворения, т.е в ооците, начинается экспрессия генов, продукты которых несколько позже принимают участие в формировании различий между передним и задним полюсом оплодотворенного яйца дрозофилы. Это так называемые "материнские" гены. К ним относятся, например, ген *caudal* (определяет полярность ооцита), ген *ЫсоШ* (мутация по нему вызывает появление эмбрионов без головы и торакального ганглия), ген *oskar* (у мутантных

эмбрионов нет брюшка).

Уже в самом эмбрионе проявляют свое действие гены других групп.

Больше всего информации получено по генам сегментации и по так называемым гомейозисным генам.

Гены сегментации. Мутации по ним нарушают метамерию, т.е. деление тела зародыша дрозофилы на сегменты, а также вызывают аномалии развития сегментов разных категорий. Могут происходить, например, потеря сегментов (ген *gap),* появление дефектных по структуре сегментов "через один" (ген *pair rule),* нарушение внутренней структуры полярности сегмента *(engrailed).* Совместное действие нормальных аллелей генов этих групп обеспечивает формирование сегментации тела. Мутации генов сегментации несовместимы с нормальным ходом эмбриогенеза и вызывают его остановку с последующей гибелью зародыша на разных стадиях.

Гомейозисные гены. Исторически первыми были описаны и изучены мутации по генам, которые вызывают заметные морфологические аномалии (уродства), но, тем не менее, совместимы с жизнью, т.е. не только не вызывают гибели зародыша, а даже не препятствуют метаморфозу и развитию имаго. Это так называемые го-мейозисные мутации, выражающиеся в формировании сегментов с "неправильными" органами. Наиболее известны среди них – мутации *aristapedia* и *antennaepedia,* когда вместо аристы или антенны на голове мухи формируется конечность.

Гомеобокс. Молекулярно-биологические исследования гомейо-зисных мутаций выявили в соответствующих участках ДНК короткую консервативную последовательность оснований, которая была названа гомеодоменом, или гомеобоксом *(Hox)* (подробнее см.: Дон-дуа, 1997). Гомеодомен кодирует небольшого размера белковую молекулу, которая может связываться с ДНК. Эти данные позволили предположить, что гомеобокс кодирует регуляторный белок, способный включать и выключать экспрессию генов в определенные моменты развития. Структурные особенности ДНК Яox-доменов подтверждают предположение, что продукты этих генов могут связываться с ДНК и регулировать транскрипцию.

Итак, действие генов ряда групп проявляется либо в оплодотворенном яйце, либо позднее, на разных стадиях формирования самого эмбриона.

Мышь. Если у дрозофилы экспрессия генов *Hox* связана преимущественно с формированием сегментов и/или их внутренней структуры, то у других организмов родственные последовательности *Hox* имеют более разнообразные функции. Такие же как у дрозофилы гомеобоксные последовательности выделены в геноме шпорцевой лягушки, мыши и человека. Наиболее интенсивная экспрессия этих генов у позвоночных происходит в ЦНС, в почках и в зародышевых клетках.

У мыши описано и клонировано не менее 20 локусов, содержащих гомеобокс (Яox-локусы). У ряда из них определена нуклеотид-ная последовательность. Большая часть Яox-содержащих генов локализуется у мыши на хромосомах 2, 6, 11 и 15.

Общность генетических механизмов развития схемы тела насекомых и позвоночных подтверждается многочисленными случаями гомологии в строении соответствующих генов дрозофилы и позвоночных, например гена полярности сегментов *wingless* и онкогена мыши *int-1* или гена *achaete-scute* с онкогеном *c-myc.* Содержащие гомеобоксную последовательность гомейозисные гены групп *engrailed* и *invected* дрозофилы имеют гомологов в геноме мыши, которые экспрессируются в эмбриогенезе при формировании нейроэк-тодермы. Продукты их транскрипции проявляются в полосках ткани, располагающихся в складках нервного гребня.

Содержащие гомеобокс гены дрозофилы и мыши имеют сходство в пространственно-временной картине экспрессии в процессе развития. Как и у двукрылых, в эмбрионе млекопитающих эти гены экспрессируются вдоль ростро-каудальной оси эмбриона. Следует отметить, что исследование функций этих генов у млекопитающих, точнее, у одного из наиболее изученных генетических объектов – мыши – достаточно сложно, поскольку соответствующие мутации неизвестны, тогда как у дрозофилы, например, анализ подобных мутаций – один из ключевых методов исследования.

Вместо анализа мутаций при работе с мышью предложен ряд других методов изучения

роли генома на ранних стадиях развития эмбриона. Один из наиболее продуктивных – введение в зародыш генетического материала, который представляет собой или измененный ген, имеющийся у хозяина, или делецию по определенному участку хромосомы (в этом случае используют специальные приемы, которые "заставляют" экспрессироваться новый ген). Можно также вводить ген, выделенный из генома другого вида. Примером последнего типа эксперимента служит работа американского ученого Р. Пальмитера (R. Palmiter) с сотрудниками. Они создали трансгенных мышей с геном, кодирующим гормон роста крысы под "транскрипционным контролем" так называемого промотора металлоте-неина, последовательности, которая экспрессируется практически во всех тканях. Несколько мышей, полученных таким способом, отличались очень крупными размерами (см. также: 8.6.3.4). Интеграцию в геном хозяина и экспрессию нужной ДНК последовательности обеспечивают технически сложные приемы, когда интересующий исследователя участок ДНК "сшивается" с последовательностями, экспрессия которых вызывается особыми физиологическими нагрузками.

С помощью трансгенных животных можно изучать фенотипичес-кие эффекты изменения "дозы" такого гена. Подобные эксперименты позволили установить, что во всех отделах ЦНС "трансгенного" эмбриона мыши в ростро-каудальном направлении имеются продукты транскрипции всех 7 генов блока *Hox,* введенного в геном.

Гомеобокс – это только один тип консервативной последовательности из всех других типов, выявленных у организмов разного уровня развития. Описаны и семейства генов, которые содержат белковые домены, выделенные в связи с исследованием разных функций. Гены сегментации дрозофилы *Kruppel* и *hunchback* имеют белковый домен, гомологичный транскрипционному фактору III, выделенному у шпорцевой лягушки, так называемому "белку с цинковыми пальцами". Ген *Hox* мыши, продукт которого также представляет собой белок с "цинковыми пальцами", локализуется в протосегментах заднего мозга эмбриона. Его продукты показывают экспрессию в порядке "через один сегмент". Такой метамерный рисунок в экспрессии гена – четкое молекулярно-генетическое доказательство существования сегментации мозга позвоночных.

Таким образом, дальнейшая дифференцировка мозга на отделы, по крайней мере частично, определяется событиями, которые причинно связаны с экспрессией генов "схемы тела". Сходство ряда участков генома, таких как гомеобоксные последовательности, у организмов, занимающих разное положение на систематической лестнице, показывает, что это еще один путь сравнительных исследований структуры и функции мозга.

8.5.3. ОБЩИЕ ПРОЦЕССЫ РАЗВИТИЯ И ЛОКАЛЬНЫЕ НАРУШЕНИЯ СТРУКТУРЫ ГЕНОМА

Белки, которые кодируются самим гомеобоксом или связанными с ним генетическими элементами, выполняют регуляторные функции. Это означает, что появление продуктов экспрессии таких генов, в свою очередь, вызывает экспрессию (или репрессию) целого ряда генов, кодирующих либо структурные белки, либо сигнальные молекулы, которые должны регулировать уже следующий каскад событий.

Даже беглое знакомство с подобными данными показывает, что в процессе развития выявляется некая иерархия управления, в которой гены каждого данного уровня передают инструкции "вниз" генам следующего уровня. Это в целом соответствует общей схеме эпигенетической концепции. Если в каком-то звене системы возникает мутация, то нормальный ход процесса развития нервной системы оказывается нарушенным. Очевидно, что чем "ближе" к началу нейрогенеза относится работа гена, претерпевшего мутацию, тем более сильный дефект вызывает такая мутация.

У человека и мыши, которые среди млекопитающих изучены генетически наиболее полно, описано много десятков мутаций, затрагивающих функцию нервной системы. Часть подобных случаев – это проявление обширного плейотропного эффекта генов, имеющих первичный дефект, изначально не связанный с нервной системой (см.: 8.2.2), другие же мутации влияют на формирование мозга более непосредственно. К их числу относятся так называемые неврологические мутации мыши, изучение которых дает информацию о роли тех или иных

аллелей таких генов в нейрогенезе. У дрозофилы также выявлены подобные системы генов.

8.5.3.1. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ НЕЙРОЭМБРИОГЕНЕЗА У ДРОЗОФИЛЫ. У дрозофилы описаны "кластеры" (т.е. функционально объединенные группы) генов, совместная работа которых связана с дифференцировкой основных зародышевых закладок по "нервному", или "эпидермальному" пути дифференцировки. Это так называемые "нейрогенные" и "антинейрогенные" локусы. Нормальные аллели первых осуществляют в процессе развития влияния, благодаря которым часть эмбриональных клеток начинает дифференцироваться как эпидермальные. Мутации по этим генам вызывают аномалию развития, которая практически несовместима ни с дальнейшим процессом развития, ни с жизнью организма: у них происходит так называемая "нейрализация" развития. Такие эмбрионы представляют собой сверхразвитую нервную закладку, в которой практически нет или очень мало эпидермальных клеток (отсюда название – нейрогенные локусы).

Примером нейрогенного влияния мутации одного из таких генов является доминантная мутация *Notch,* описанная еще в 1940 г. В гомозиготном состоянии она детальна, но обнаруживает лишь небольшой морфологический дефект жилкования крыла в гетерозиготном состоянии. У гомозиготных по этой мутации эмбрионов дрозофилы увеличено число развивающихся из эктодермы нейроб-ластов, а ткани других производных эктодермы, например кожных покровов, развиваться не могут. У таких эмбрионов формируется нервная система, у которой общий объем клеток, по крайней мере, в 3 раза больше, чем в норме. Мезодерма остается неразвитой. Эффекты подобных мутации на ход процессов развития обшей схемы тела и основных органов у разных организмов рассматриваются в обзорных статьях Л. И. Корочкина (1989, 1991, 1992), посвященных процессам генетического контроля развития. Гипернейра-лизованные, гомозиготные по этой мутации эмбрионы, которые через некоторое время должны погибнуть, были использованы Л.И. Корочкиным и С.В. Савельевым как материал для трансплантации в мозг земноводного – шпорцевой лягушки *Хепорш laevis* – с целью изучения свойств развития подобных гетеротрансплантатов (Короч-кин, 1992).

Симметричную группу генов, "ведающих" формированием *э&б*-риональных нервных клеток – нейробластов, составляют так называемые "антинейрогенные локусы. Мутации этих генов дают спектр аномалий, при которых также нарушается развитие нервной системы (например, мутация по комплексу *Ac-Sc).*

Пример мутации одного из таких генов (или генного кластера) дает мутация *Delta,* также летальная в гомозиготном состоянии и также вызывающая аномальное жилкование крыла в гетерозиготе. Гомозиготные по этой мутации эмбрионы обнаруживают чрезмерное развитие эпидермальной ткани при аномально малом числе нейробластов.

8.5.3.2."СУДЬБА" ЭМБРИОНАЛЬНЫХ КЛЕТОК И ДИФФЕРЕНЦИРОВКА НЕЙРОНОВ. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МОЗАИКИ И ХИМЕРЫ. Различная "судь-

ба", т.е. направление будущей дифференцировки эмбриональных клеток-предшественниц ЦНС детерминируется на ранних этапах эмбриогенеза – на стадии бластулы у дрозофилы и стадии нервного гребня у мыши. Прослеживая судьбу поколений клеток в процессе развития ЦНСмлекопитающих, и в частности мыши, исследователи делают заключение о том, что генетически детерминированная судьба клетки сказывается не столько на окончательном положении в мозге, которое она займет как потомок клетки-родоначальницы, сколько на функциональных свойствах и количестве нейронов данного класса.

Генетические исследования развития в их традиционном варианте возможны лишь при наличии генетической изменчивости по тому или иному признаку, т.е. при выявлении и анализе эффектов соответствующих мутаций. Примером могут служить упоминавшиеся выше неврологические мутации дрозофилы – *shaker, hyperkinetic* (вызывающие судороги при впадении в эфирный наркоз), мутации *cacophony, fruitless, stick* (с нарушениями процесса спаривания), а также неврологические мутации мыши – *reeler, weaver, quaking, waltzer* и др.

Однако в случае очень многих мутаций экспрессия аномального гена вызывает гибель зародыша. В то же время иногда оказывается возможным реконструировать функцию нормального аллеля данного гена. Если бы можно было выделить мутации нескольких генов, экспрессирующихся на последовательных стадиях пренатального онтогенеза, это дало бы

достаточно полную картину развития нервной системы. Наиболее вероятно, что такую информацию можно будет получить, изучая развитие дрозофилы, не только потому, что у нее выявлены нейрогенные и антинейрогенные локусы (см.: 8.5.3.1), но и потому, что у этого вида можно использовать чрезвычайно плодотворный метод генетических мозаиков.

Сходный методический подход у мышей обеспечил создание химерных и трансгенных животных.

Генетические мозаики. С помощью этого метода удается проследить судьбу измененных мутацией клеток и тканей на всем протяжении эмбриогенеза.

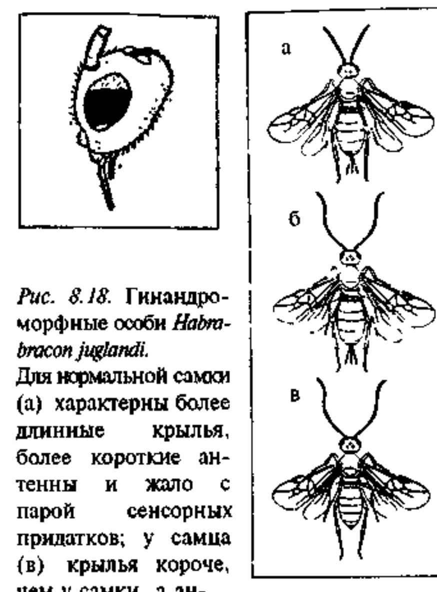
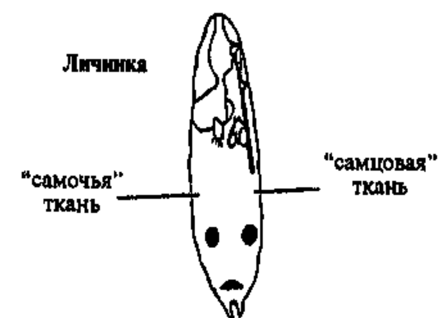


Рис. 8.18. Гинандроморфные особи *Habrabracon juglandi.* Для нормальной самки (а) характерны более длинные крылья, более короткие антенны и жало с парой сенсорных придатков; у самца (в) крылья короче, чем у самки, а антенны, длиннее, анатомия конца брюшка иная; б — гинандроморфная особь. Справа — голова гинандроморфной особи "в профиль": часть тканей глаза имеют генотип самца (светлые участки), а часть — генотип самки (темный участок)



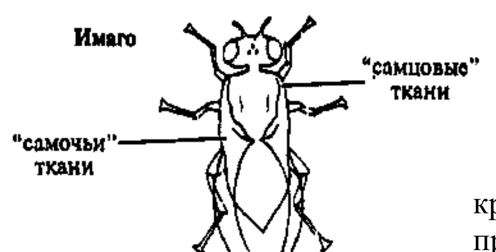




Рис. 8.19. Схема получения гинандроморфных особей у дрозофилы (а); б — "карта судьбы": схематическое изображение бластулы дрозофилы, с указанием участков, в дальнейшем развивающихся в соответствующий орган

Насекомые. Истинными генетическими мозаиками считаются животные, клетки которых происходят из одной зиготы, но несут, тем не менее, определенные генетические различия. Наиболее известным примером таких мозаиков являются гинандроморфные особи, описанные у паразитических ос *Habrabracon juglandi* П. Уайтингом. Гинандромор-фы, т.е. особи, имеющие ткани и самца, и самки, очень редко (1 случай из 1000– 10000) выводятся из аномальных яиц с двумя ядрами, из которых бывает оплодотворено только одно. Женские ткани развиваются из диплоидного ядра, а мужские – из неоплодотворенного, гаплоидного. Если ткани, развившиеся из оплодотворенного яйца, имеют четкие морфологические отличия, например измененный цвет глаз или аномальное жилкование крыльев, то легко видеть, что тело гинандроморфной особи представляет собой мозаику из тканей самца и тканей самки

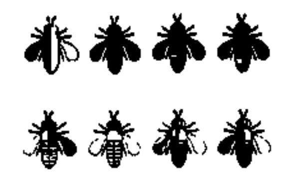
(рис. 8.18). Наблюдая за поведением таких ос, Уайтинг показал, что насекомые ведут себя либо как самец, либо как самка в зависимости от того, как распределяются на теле участки "самцовых" и "самочьих" тканей (см.: Эрман, Парсонс, 1984).

У дрозофилы мозаичные по тканям самца и самки особи получаются, когда в скрещивание берутся самки с так называемой кольцевой ^-хромосомой. Эта кольцевая структура неустойчива и часто утрачивается в период ранних митотических делений эмбрионов женского пола, которые получили одну кольцевую, а одну нормальную A^1 хромосомы. Клетка, в которой остается только одна JT-хро-мосома, дифференцируется по мужскому типу (поскольку у дрозофилы особи с генотипом *XO* – самцы). Мозаицизм обнаруживается по рецессивным генам, локализованным в Х-хромосоме, а также по тем признакам, развитие которых определяется генетической программой, свойственной одному или другому полу (рис. 8.19; 8.20).

Благодаря работам С. Бензера и его коллег, проведённым в 60–70-е годы, в настоящее время имеется достаточно полная картина так называемой "карты судьбы" ("fate map") – топографического расположения на бластуле участков, из которых впоследствии развивается тот или иной орган или часть тела дрозофилы (см.: Бензер, 1975). Основные успехи нейрогенетики и генетики поведения дрозофилы базируются именно на использовании метода гинандроморфных мозаиков.

<u>Млекопитающие.</u> Единственный случай сходного типа мозаицизма у позвоночных описан еще в начале 70-х годов. Это исследование было посвящено моза-ичности в проявлении мутации *sh-1* мыши, затрагивающей строение кортиева органа. Анализировали фенотип самок мышей, гомозиготных по *sh-1* и имеющих в гетерозиготном состоянии так называемую транслокацию Катганаха (транслокация – это хромосомная перестройка, при которой фрагмент одной хромосомы соединяется с другой). При упомянутой транслокации фрагмент 7-й хромосомы с мутантным аллелем *sh-1* оказался соединенным с А"-хромо-сомой. Как известно, в каждой из клеток тела самки в активном состоянии находится только одна Af-хромосома, а вторая инактиви-рована. Поскольку в случае данной транслокации ген *sh-1* был соединен с одной из А'-хромосом, а мутация эта рецессивна, то в тех клетках, где была инактивирована А"-хромосома, несущая транслокацию (и ген *sh-1),* эффект мутантного гена не обнаруживался. Если же была инактивирована А-хромосома, не имевшая транслокации, то оба гена *sh-1* были активны и проявлялся эффект рецессивной мутации. Фенотипически это выражалось в том, что в кортиевом органе участки мутантных и нормальных клеток перемежались.

Рис. 8.20. Схематическое изображение гинандроморфных особей.
Ткани самки — темные, самца — светлые. Разное соотношение тканей с разным генотипом связано со случайным процессом — утерей *X*-хромосомы на разных стадиях дробления яйца



<u>Химеры млекопитающих.</u> Животных с генетически неоднородным организмом можно получать и в специально спланированных эмбриологических экспериментах (Мак-Ларен, 1979) – речь идет о химерах. Получение химер млекопитающих состоит из нескольких этапов. При использовании агрегационного метода извлеченные из половых путей самки эмбрионы на стадии дробления приходят в соприкосновение друг с другом, в результате чего они сливаются в один. С помощью инъекционного метода в бластоцисту эмбриона вводятся клетки другого эмбриона или другие донорские клетки (например, клетки определенной опухоли, клетки костного мозга и т.д.). На следующем этапе химерный эмбрион переносят в матку приемной матери.

Для распознавания отдельных компонентов химерного организма необходимо, чтобы ткани разного происхождения имели четкие и простые маркеры. Таким маркером может быть особенность пигментации, наличие редких форм изозимов, антигены, хромосомные транслокации и т.п.

Получение химерных животных в настоящее время налажено во многих лабораториях. Проблема подбора адекватных маркеров (морфологических – цвет шерсти, или биохимических – изофер-менты) для анализа "происхождения" того или иного участка мозга химерного

животного, как правило, бывает достаточно трудной. Для такого маркирования используются, например, межлинейные генетические различия в локусе структурного гена бета-галактозидазы. Этот фермент обнаруживается цитохимически в крупных нейронах. Нередко используют также антигенные различия в генопро-дуктах разных аллелей гена глюкозофосфатизомеразы.

Большинство неврологических мутаций мыши (это, как правило, аномалии строения мозжечка и/или внутреннего уха) рецессивны, т.е. их эффект проявляется в гомозиготном состоянии, а гетерозиготные особи практически не отличаются от нормы. В то же время особи, гомозиготные по этим мутациям, имеют резко сниженную жизнеспособность и поэтому трудны для изучения. Получение мышей-химер, составленных из нормальных и мутантных тканей, позволяет изучать мозг, мозаичный по генетическому составу. При удачном подборе маркеров можно увидеть, что даже рядом расположенные нейроны одного класса (например, клетки Пуркинье) имеют разный генотип. Как правило, неврологический дефект у таких химерных мышей не проявляется, однако на нейроанатоми-ческом уровне можно установить, какой именно тип клеток несет первичный дефект мутации, а какие клетки страдают вследствие нарушений нормальных эпигенетических отношений с первично аномальными. Данные по мутации *Lurcher,* упоминавшиеся выше (см.: 8.5.1), были получены именно таким методом. Анализ особенностей поведения мышей-химер также представляет интерес для выяснения роли генотипа в определении особенностей той или иной реакции. С мутацией *Lurcher,* например, были проведены эксперименты, показавшие, что у гетерозигот *LC*/+ сильно нарушена локомоция, тогда как у мышей-химер, "составленных" из эмбрионов, гомозиготных по этой мутации, и нормальных зародышей, таких изменений не было (см. также: Goldowitz et al., 1992).

На серийных срезах мозга, например на срезах ствола и мозжечка химерных мышей, у которых нормальные и мутантные нейроны различаются визуально, можно определить общее количество нейронов в моторном ядре лицевого нерва, а также число клеток Пуркинье мозжечка с нормальным и мутантным фенотипами. Статистические оценки позволили заключить, что родоначальниками клеток Пуркинье в мозге мыши являются 8 клеток, а нейроны ядра лицевого нерва происходят от 12 клеток-предшественниц.

У мышей известны межлинейные различия по числу нейронов той или иной структуры мозга. Есть веские основания предполагать, что одной из причин этой изменчивости могут быть различия в числе клонов, формирующих данный участок мозга, т.е. в числе "клеток-родоначальниц" и/или в размере клона, т.е. в числе митотических делений исходной клетки перед началом дифференцировки.

Нейрохимические, морфологические и физиологические различия между инбредными линиями мышей, описанные к настоящему времени, несомненно, определяются значительным числом локусов. Современные методы генетического анализа, использующие множественные маркеры, а также конгенные и рекомбинантные линии (в частности, метод картирования *QTL – quantitative trait loci),* позволяют описывать такие межлинейные различия. Возможно, они помогут и в описании структурных различий в мозге, которые являются ключевыми в возникновении межлинейных различий в поведении.

Трансгенные мыши. На основе метода получения химерных животных был разработан принципиально новый подход к исследованию генетических закономерностей формирования организма животного. Он получил название "метода создания трансгенных животных", о котором говорилось в разделе 8.5.2. Этот метод позволял исследовать особенности развития мозга и поведения животных, у которых были искусственно изменены или "выбиты" (отсюда название "нокаут", *knock-out)* ген или гены, кодирующие определенные структурные и/или регуляторные белки (см.: 8.6.3.3 и 8.6.4.3).

8.5.4. НАРУШЕНИЯ РАЗВИТИЯ МОЗГА МЫШИ. НЕВРОЛОГИЧЕСКИЕ МУТАЦИИ

Используя мутации, затрагивающие морфогенез мозга, прижизненное окрашивание отдельных клеток с последующим прослеживанием распределения метки, а также создание мышей-химер, можно проследить судьбу отдельных клеточных клонов при развитии мозга и выявить характер взаимодействия между ними. Важным свойством дифференцировки нейробластов млекопитающих является определение окончательных свойств нейронов на таких

стадиях развития, когда фенотипически клетка еще не дифференцирована.

Какие же характерные для нейрона свойства должна проявить такая рано детерминированная клетка в ходе дифференцировки? К ним относятся: особенности морфологического строения, медиатор-ная специфичность, определенный характер ее связей с другими нейронами, общее число нейронов данного фенотипа, а также определенный численный баланс клеток разных популяций.

Очевидно, что генетическая программа развития нейрона развертывается на основе тех эпигенетических механизмов, о которых упоминалось выше. Все перечисленные выше свойства детерминированной нервной клетки формируются как результат экспрессии соответствующих генов в определенные моменты времени, которые совпадают с формированием (вследствие работы других групп генов) градиентов концентрации биологически активных веществ (гормонов, факторов роста и др.) – компонентов внешней среды нейрона, необходимых для его развития.

Большой фактический материал по развитию ЦНС, в частности, при неврологических мутациях мыши, заставляет сделать вывод, что мутационные события или внешние экспериментальные воздействия могут значительно повлиять на окончательное пространственное положение нейронов, но не на их форму или функциональные свойства. Ниже это иллюстрируется более подробным описанием неврологических нарушений при некоторых мутациях.

Следует отметить, что изучение неврологических мутаций мыши дало огромный материал для понимания генетического контроля пре- и постнатального онтогенеза мозжечка. Особое значение, которое придается этим данным, связано с тем, что подобные мутации могут служить удобными и полезными моделями генетических дегенеративных заболеваний человека. Это относится прежде всего к мутациям "демиелинизации", например *jimpy, shiverer* и др. Молекулярная биология этих мутантных генов изучена достаточно подробно.

У собак описана мутация демиелинизации – *"shaking pup"*. Она рецессивна и сцеплена с ^-хромосомой. Дефекты этого типа затрагивают синтез эволюционно консервативных белков миелина. Де-миелинизация, при которой ухудшаются условия проведения нервных импульсов по аксонам, сопровождается снижением всех функций мозга и гибелью животного. При *"shaking pup"* дефект, по всей видимости, связан с заменой одной пары оснований в гене, кодирующем один из таких белков. Столь сильные изменения в функциональных свойствах белков миелина определяются, по всей видимости, именно большим эволюционным консерватизмом белков этой группы. У мутантных особей, начиная с 10–12-дневного возраста, появляется мышечный тремор (характерный для мутаций демиелинизации у всех видов млекопитающих). У мутантных собак, в отличие, например, от некоторых мутаций мышей, миелин разрушается не полностью, и они живут относительно дольше, чем му-тантные крысы и мыши. В то же время у 4–16-месячных мутантных щенков количество миелина составляет лишь 2,4% от контроля. У таких собак резко снижено количество олигодендроцитов – глиальных клеток, продуцирующих миелин.

Неврологические мутации мыши имеют аутосомную локализацию. Они, за редкими исключениями, рецессивны, их наиболее частый и наиболее заметный морфологический дефект – недоразвитие органов внутреннего уха и/или мозжечка. Мыши с неврологическими мутациями характеризуются нарушениями движений, походки, аномалиями позы, отклонениями в поведении и в способности к обучению.

Нейроны большинства корковых структур мозга млекопитающих образуются в генеративных зонах, которые пространственно отделены от мест расположения этих клеток во взрослом мозге. Так, предшественники нейронов древней (обонятельной) и старой (аммонов рог) коры, а также новой коры формируются в вентрикулярных и субвентрикулярных зонах переднего мозга. Предшественники гранулярных клеток зубчатой фасции гиппокампа формируются *in situ,* предшественники клеток Пуркинье – в вентральной зоне вдоль дорсального края 4-го желудочка, а разные классы клеток коры мозжечка образуются в пространстве между наружным гранулярным слоем и развивающимся молекулярным слоем.

По окончании митозов большая часть корковых нейробластов мигрирует на значительные

расстояния. На окончательных позициях они распределяются по слоям (выявляется дифференцировка на классы) в направлении (в случае корковых структур) от внутреннего слоя к наружному.

Изучение мутаций *reeler* и *weaver* показало, что на окончательное положение нейронов в слоях влияют два независимых нейрогенети-ческих механизма – миграция клеток и распределение их по слоям. В то же время ключевые события, вызывающие нарушения и га-

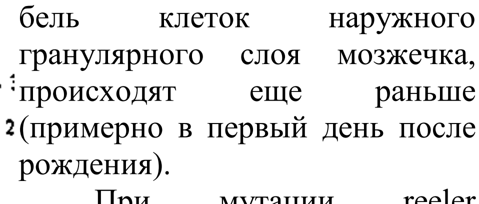


Рис. 8.21. Упрощенная схема синаптических контактов основных групп клеточных элементов мозжечка.
1- клетки Пуркинье; 2 — бергмановская глия; 3 — параллельные волокна; 4 — мшистые волокна; 5 — лазящие волокна; 6 — гранулярные клетки

бель клеток наружного гранулярного слоя мозжечка, происходят еще раньше (примерно в первый день после рождения).

При мутации reeler развитие гранулярных клеток замедляется, отмечается также их ускоренная гибель. Нарушение цитоархитектоники мозжечка, а в случае мутации *reeler* еще коры и гиппокампа, – лишь наиболее заметный эффект этой группы неврологических мутаций (рис. 8.21).

У *reeler* выявлены отклонения в строении ряда ядер продолговатого мозга и базальных ганглиев, а также в особенностях распределения на нейронах рецепторов разных классов. При этой мутации *(rt)* нарушено расположение слоев корковых структур. Аномальная стратификация обнаруживается у них с момента закладки корковой пластинки (13–14-й дни эмбрионального развития). Полиморфный слой клеток располагается на поверхности, слои мелких пирамид (в норме это 3-й и 4-й слои) находятся в глубине, тогда как 5-й слой нормального мозга – ближе к поверхности. Характер распределения восходящих моноаминергических волокон в подкорковых структурах не отличается от нормы, однако их распределение по слоям коры у *rl* имеет характерные черты. Эти афференты не ветвятся в наружном слое коры и не идут каждое отдельно, а собираются в пучки. В то же время места их окончаний в нормальном и мутантном мозге гомологичны.

Таким образом, нарушение архитектоники слоев новой коры не препятствует "узнаванию" растущими волокнами соответствующих клеток-мишеней.

На срезах мозга мышей, гомозиготных по *rl,* было показано, что при этой мутации ослаблен процесс формирования долговременной постсинаптической потенциации, а в *stratum radiatum* и *stratum moleculare-lacunosum* присутствует множество клеток, иммунореак-тивных к парвальбумину (нередко это свойство находят у ГАМК-ер-гических вставочных нейронов).

Нормальный аллель гена *rl* обеспечивает, таким образом, сопряжение во времени и в пространстве процессов миграции и созревания клеточных элементов.

Считается, что наиболее правдоподобны два объяснения причин дефекта строения мозга при мутации rl: уменьшение сил сцепления (адгезии) между нейронами и волокнами радиальной глии к концу периода миграции и изменение этих сил в постмиграционный период. Было действительно продемонстрировано, что в коре мышей-мутантов по *rl* глиальные волокна располагаются тангенциально к боковым стенкам формирующихся "бочонков" – специфических агрегаций корковых нейронов, а не радиально, как в норме. Полагают, что в развивающейся коре радиальные глиальные волокна служат "гидами" для мигрирующих молодых нейробластов, которые проделывают свой путь к коре из вентральной зоны, где происходят митозы.

При исследовании гистогенеза мозжечка у мышей-химер, т.е. у животных, ткань мозга которых состояла из нормальных и мутант-ных клеточных элементов, была подтверждена роль глиальных элементов. В целом для мутации *rl* характерно общее недоразвитие мозжечка с почти полным отсутствием клеток-зерен. Клетки Пур-кинье у этих мутантов (а также при ряде других мутаций) развиваются в отсутствие контактов с аксонами гранулярных клеток – параллельными волокнами, вместо которых с клетками Пуркинье контактируют мшистые волокна, в норме приходящие в гранулярный слой. При этой мутации клетки Пуркинье расположены беспорядочно и не формируют четкого слоя. У мышей-химер аномальные

участки мозжечковой коры "вкраплены" в кору с нормальной структурой. В то же время клетки Пуркинье, которые маркированы как генотип *rl/rl,* можно найти как в нормальных, так и в мутантных участках ткани.

Согласно результатам иммуногистохимического исследования мозжечка, влияние мутации *rl* на миграцию элементов может осуществляться в более ранние сроки, еще до начала миграции. Возможно, что эффект действия мутантного гена начинается в период формирования нейробластов.

У мышей-химер, "составленных" из нормальных клеток и генотипа *staggerer (sg),* в клетках Пуркинье мутантного фенотипа присутствуют все аномалии строения, свойственные этой мутации. Известно, что у мутантов *sg* гранулярные клетки мигрируют и дифференцируются нормально, но к 4-й неделе жизни начинают прогрессивно дегенерировать, а клетки Пуркинье при этой мутации сохраняются в количестве 10% от нормы.

При мутации *weaver (wv)* дефект обусловлен отсутствием миграции гранулярных клеток и последующей их дегенерацией. Таким образом, мутантный локус действует непосредственно на гранулярные клетки.

Примером еще одного типа нарушений регуляторных процессов нейрогенеза является мутация *stambler,* при которой структура мозжечка не дезорганизована, но общее число и гранулярных клеток, и клеток Пуркинье уменьшено. В определенный период развития в этих нейронах начинаются нарушения внутренней структуры, которые, однако, затем исчезают.

Приведенные примеры показывают, что метод создания мозаичных особей и метод создания химерных мышей, позволяют исследовать функции генов, реализующих эффекты на стадиях органогенеза.

S.5.5. ЭКСПРЕССИЯ ГЕНОВ В МОЗГЕ

В процессах развития нервной ткани важная роль принадлежит временному режиму экспрессии генов, механизмы которого тесно связаны с процессами межтканевых и межклеточных взаимодействий.

Экспрессия специфических генов в определенные моменты времени определяет, каким будет соотношение медиаторных или гормональных продуктов в конкретный период развития, и как будут формироваться морфологические особенности мозга – его отдельные структуры и связи между ними.

Рассмотрим некоторые особенности формирования медиаторной специфичности гипоталамуса. В одной из первых работ в этой области было показано, например, что в паравентрикулярных и суп-раоптических ядрах гипоталамуса процессинг (т.е. формирование малых пептидных молекул из белков-предшественников с помощью ферментов-протеаз), обеспечивающий "наработку" окситоцина и аргинин-вазопрессина, происходит в разные сроки онтогенеза. В результате этого, начиная с определенного момента развития, нейроны названных ядер имеют четкие нейрохимические различия.

Особенности экспрессии генов в мозге исследуются в настоящее время все более интенсивно. Такие методы позволяют, с одной стороны, оценивать функциональную роль тех или иных воздействий на мозг, точнее, на его генетический аппарат. С другой стороны, нарастает число работ, в которых исследуются изменения экспрессии специфичного для нервной ткани гена при каких-либо воздействиях, например при сенсорной стимуляции, при стрессе, разрушении отделов мозга и т.п. В этом отношении можно уверенно утверждать, что рождается новый методический подход к оценке физиологического состояния мозга, сходный с методом исследования электрофизиологических процессов в нервной ткани. Наиболее полно в этом плане изучены так называемые *протоонкогены, или быстрые гены раннего действия,* относящиеся к семействам генов *c-fos, c-jun* и др.

Эти гены кодируют белки, являющиеся так называемыми факторами транскрипции, т.е. молекулами, которые определяют включение в работу отдельных генов и групп генов, или же их репрессию. Не вдаваясь в детали описания этих молекулярных событий, отметим, что гены раннего действия были первоначально описаны как факторы, способствующие или сопутствующие формированию злокачественных новообразований. Позднее было показано, что в нормальных условиях эти гены интенсивно экспрессируются в период эмбрионального и

частично постэмбрионального развития. В то же время их экспрессия проявляется через очень короткий промежуток времени после некоторых физиологических, а также патологических воздействий на мозг. Примером может служить повышение экспрессии гена *c-fos* как реакция на развитие судорожной активности. Поскольку экспрессия этих генов оказывается, видимо, первым событием в каскаде, ведущим к изменению экспрессии генетических элементов в ряде структур мозга, то очевиден большой интерес исследователей к ним (см.: Анохин, Судаков, 1993). У крыс линии КМ, выделенной по высокой чувствительности к звуку (см.: 8.6.5.1), в период после судорожного припадка экспрессия генов этой категории оказывается сниженной.

Иммуногистохимическим методом в ткани мозга крыс выявлены специфические белковые продукты экспрессии ранних генов. Они были найдены в нейронах примерно 100 ядер и областей мозга интактной крысы *(c-Jun, JunB, JunD, c-Fos, FosB, Krox-24).* Был составлен своеобразный "атлас" экспрессии соответствующих ранних генов (Herdegen et al, 1995), каждый из которых имел свой "индивидуальный профиль" экспрессии в мозге. Полагают, что активация семейств таких генов определяется разными механизмами и происходит при разных физиологических состояниях мозга и организма в целом.

8.6.
Генетические исследования поведения млекопитающих

Классический менделевский анализ рассматривает признаки, которые находятся под влиянием одного, двух, реже трех генов. Это так называемое моно- или дигенное (олигогенное) наследование. В подобных случаях фенотипы разделяются на небольшое число дискретных классов. К категории "менделирующих" генов относятся, например, гены, влияющие на обмен веществ, а их плейотроп-ные эффекты затрагивают поведение (см.: 8.2.2). Ряд примеров такого наследования особенностей поведения, например уровня двигательной активности, будет приведен в разделе 8.6.4.

В то же время огромное большинство признаков поведения, так называемых количественных, отличаются плавной (недискретной) изменчивостью, которая определяется значительным числом генов. В генетике количественных признаков анализируют состав изменчивости. Ее оценивают путем определения генетической и средовой компонент дисперсии величины признака, а также доли изменчивости, которая связана с эффектами взаимодействия генетических и средовых факторов. Эти методы подробно рассматриваются в специальных руководствах (Рокицкий, 1977; Мазер, Джинкс, 1985 и др.). В применении к генетическим исследованиям поведения примеры таких расчетов и пояснения к ним можно найти в руководстве Эрман и Парсонса (1984).

Ниже рассматриваются основные результаты генетических исследований как олигогенных, так и количественных признаков поведения, а также некоторые данные, которые легли в основу современного понимания роли генотипа в процессах формирования поведения. Кроме того, дается краткое описание основных методов и экспериментальных приемов.

8.6.1. ИССЛЕДОВАНИЯ ГЕНЕТИКИ ПОВЕДЕНИЯ СОБАК

Несмотря на то что основные результаты в генетике поведения получены на лабораторных грызунах, важным объектом исследования была и собака. К изучению генетических основ поведения этих животных предрасполагало их крайнее разнообразие по экстерьеру и по поведенческим реакциям.

Собака была традиционным лабораторным животным в исследованиях И. П. Павлова. Именно для собак, была впервые сформулирована его концепция типов высшей нервной деятельности и выделены 4 основных типа (или темперамента), условно названных холерическим, сангвиническим, флегматическим и меланхолическим, а также некоторое число промежуточных по характеру подтипов. Каждый из этих типов ВНД предполагал у его носителя определенную комбинацию более простых свойств нервной системы – возбуждения и торможения, т.е. силы, подвижности и уравновешенности. Типология ВНД, предложенная Павловым, отражала стремление подвести строгую научную основу и дать количественную оценку индивидуальной изменчивости признаков поведения.

Следующим логическим этапом такого подхода было изучение генетических основ индивидуальной изменчивости ВНД, точнее, генетических основ типологии. Однако

проведение генетических исследований оказалось малосовместимым с длительной и очень трудоемкой процедурой определения типа ВНД, принятой в лаборатории Павлова. В том виде, в каком исследования были задуманы, они оказались невыполнимыми. В то же время было изучено наследование более простых характеристик условнорефлекторной деятельности у собак, в частности проанализировано наследование силы нервных процессов (Крушинский, 1991).

Наиболее простым методически и в то же время весьма перспективным в плане изучения генетико-физиологических механизмов поведения оказался анализ наследования общего уровня возбудимости животного.

Переход к оценке возбудимости как одного из базовых свойств, обеспечивающих проявление и выраженность генетически детерминированных особенностей поведения собак, послужил далее основой для фундаментальных классических исследований генетики поведения этих животных, проведенных Л.В. Крушинским. Результаты этих исследований, осуществленных в 30–40-е годы, были изложены в ряде оригинальных статей тех лет, а также в первой монографии Крушинского (1962). В настоящее время эти работы можно найти в первом томе двухтомного издания избранных трудов Л.В. Крушинского (1991).

Первым этапом исследований Крушинского было подыскание адекватного и достаточно надежного метода оценки уровня общей возбудимости животного. В это понятие входит представление не только о некоем фоновом уровне возбудимости ЦНС, при котором протекает вся деятельность организма и, в частности, его поведение, но и о реактивности ЦНС к внешним воздействиям. Однако по мере проведения исследований автор пришел к выводу, что адекватным и достаточно надежным показателем общей возбудимости ЦНСсобаки может служить уровень ее двигательной активности. Этот признак можно было просто и быстро оценивать с помощью спортивного шагомера, крепившегося на теле.

Основным генетическим экспериментом этой работы был следующий. Гиляцких лаек, маловозбудимых собак, не обладавших пассивно-оборонительной реакцией (т.е. не трусливых), скрещивали со значительно более возбудимыми немецкими овчарками, у которых пассивно-оборонительная реакция также отсутствовала. У потомства первого поколения (25 особей) была резко выражена пассивно-оборонительная реакция. Подобное проявление этой реакции в каком-то смысле не было неожиданным, поскольку в одном из более ранних исследований такое проявление трусости было обнаружено у гибридов *FI* немецких овчарок с волками. В случае волко-собачьих гибридов их выраженная пассивно-оборонительная реакция, также не отмеченная у родителей, была приписана специфическим особенностям генотипа волка. В случае скрещивания лаек и овчарок дикие предки в родословной отсутствовали, и причиной повышенной трусливости потомства был какой-то иной фактор. В то же время характерной особенностью и волков, и гиляцких лаек была достаточно низкая общая возбудимость, проявлявшаяся в невысоком уровне двигательной активности обеих групп животных.

Л.В. Крушинский предположил, что у гиляцких лаек существует породная предрасположенность к проявлению пассивно-оборонительной реакции, но она не обнаруживается у них из-за низкого уровня возбудимости. Гибриды этих собак с овчарками унаследовали от последних высокую возбудимость, а от другого родителя – пассивно-оборонительную реакцию, в результате чего это свойство поведения – повышенная трусливость – было выражено у них в полной мере. Такое объяснение было подтверждено простым экспериментом с введением гиляцким лайкам кокаина, дофаминерги-ческого агента, который специфически активировал двигательную сферу животного. У гиляцких лаек (но не у собак других пород), получавших инъекции кокаина, четко проявлялась пассивно-оборонительная реакция. Таким образом, уровень возбудимости, который в данных экспериментах коррелировал с уровнем двигательной активности, оказался модулятором проявления других признаков поведения.

Таким образом, генетически детерминированный высокий уровень признака поведения может не обнаруживаться у животных с маловозбудимым фенотипом. В то же время у потомства, полученного от скрещивания таких собак с возбудимыми особями, подобный признак был достаточно отчетливым.

В середине 40-х годов было начато наиболее полное и детальное исследование генетики поведения собак. Результаты этой многолетней работы были изложены в монографии Дж. Скотта и Дж. Фул-лера (Scott, Fuller, 1965), которая увидела свет в 1965 году, но продолжает оставаться одной из наиболее серьезных книг на эту тему. Объектами исследования были собаки 5 пород – бассенджи, бигли, американские коккер-спаниели, шетландские овчарки (шелти) и жесткошерстные фокстерьеры, а также гибридные животные. Помимо сравнения поведения собак разных пород и их гибридов, авторы были заинтересованы в изучении формирования поведения собаки в онтогенезе. Для этого они проводили скрупулезные систематические наблюдения щенков, начиная от рождения и до возраста 16 недель. Всего было исследовано несколько сотен животных.

Первый этап работы заключался в подборе пород собак и методик тестирования поведения. При исследовании развития поведения в ряде случаев щенков воспитывали "перекрестно", т.е. часть помета выращивалась биологической матерью, а часть – приемной, причем другой породы. Небольшое число собак всех пород было выращено не в питомнике, а в семьях. Если поведение выращенных в домашних условиях собак по отношению к человеку и было несколько иным, чем собак питомника, то показатели большинства тестов практически не отличались от тестов у остальных животных. Специальное внимание исследователи уделяли условиям содержания, выращивания и кормления животных, стремясь обеспечить их максимальное единообразие.

На втором этапе исследования проводился генетический эксперимент, для которого были выбраны две заведомо неродственные между собой породы собак – бассенджи и американские коккер-спаниели. Бассенджи – это неспециализированная порода охотничьих собак некоторых африканских племен. Они отчетливо агрессивны и по ряду признаков напоминают диких животных. Коккер-спаниели – напротив, порода с низкой агрессивностью и достаточно долгой историей разведения.

По данным эксперимента, относительная дикость бассенджи проявляется у щенков при попытках взять их в руки. Они ведут себя подобно детенышам диких животных: издают резкий визг, пытаются вырваться, укусить и т.п. Кроме того, они резко сопротивляются попыткам приучить их к поводку. Гибриды первого поколения сходны по этим признакам с бассенджи. Картина расщепления признаков у животных второго поколения и у бэккроссов показала, что "дикость" бассенджи контролируется одним доминантным геном. Сопротивление ограничению свободы, по-видимому, также контролируется одним геном, но без доминирования. В этом случае нельзя исключить и материнское влияние.

Авторы проанализировали и такой признак, как агрессивность в игре, которая, по их данным, может контролироваться двумя генами без доминирования, но может иметь и более сложное определение.

Голосовые реакции авторы анализировали у щенков разного возраста в тесте на доминирование, когда двух животных заставляли бороться за обладание костью в течение 10 минут. Голосовые реакции имели два четких и независимых признака. Один из них – это порог провокации лая, т.е. уровень стимуляции, необходимый для проявления реакции. Он оказался высоким для бассенджи и низким – для коккер-спаниелей. Второй признак – длительность лая. Она была малой у бассенджи и большой у коккер-спаниелей. По данным скрещиваний, низкий порог проявления лая доминирует над высоким, а частота и длительность лая наследуются по промежуточному типу. Авторы полагают, что наследование уровня порога провокации определяется двумя независимыми доминантными генами, тогда как длительность лая не доминирует ни по высоким, ни по низким значениям и зависит, по-видимому, от одного гена.

Подобным образом были проанализированы и другие признаки поведения, наследование которых также оказалось под контролем одного или двух генов. Представляет, в частности, интерес наследование характеристики эстрального цикла самок. У бассенджи течка наступает один раз в год и строго приурочена к осеннему сезону. У коккер-спаниелей она бывает 1 раз в 6 месяцев в любой из сезонов года. Более подробно результаты этой работы описаны в монографии Эрман и Парсонса (1984).

Скотт и Фуллер оценили результаты своих исследований как довольно неожиданные,

поскольку для ряда достаточно сложных признаков поведения было продемонстрировано моно- и олигогенное наследование. Они отметили, что взятые для исследования породы собак были в достаточной степени контрастны по поведению, видимо, вследствие разного давления отбора при их формировании. Был сделан вывод, что породное разведение собак, хотя и не создает полной инбредности, но способствует появлению гомозиготнос-ти по многим аллелям. Если в скрещивании участвуют две неродственные между собой породы (как было в данном случае), то у второго поколения гибридов можно получить картину расщепления, которая свидетельствует о контроле величины признака одним или двумя генами.

Именно здесь уместно вспомнить те рассуждения, которые приводились выше (см.: 8.2.5). Речь шла о том, что при оценке внутривидовых вариаций поведения практически всегда обнаруживается изменчивость по частоте выполнения той или иной поведенческой реакции или движения (ФКД), тогда как форма таких движений бывает неизменной. Крайним случаем вариации частоты ФКД может быть его крайне редкое проявление в репертуаре поведения собак данной породы, т.е. практически почти полное отсутствие. Если изменчивость порогов реакций и частоты их выполнения достаточно велика, то всегда можно подобрать такие внешние условия, которые могут спровоцировать появление реакции, даже если порог ее проявления в нормальных условиях достаточно высок.

С самого начала Скотт и Фуллер отметили, что у собак исследованных пород величины практически всех признаков в разной степени перекрывались, т.е. не было признака, который наблюдался бы только у одной породы и полностью отсутствовал бы у других. Авторы сделали вывод, что не существует какого-либо "породного набора признаков", поскольку в любой породе можно найти особей, чьи специфические признаки поведения перекрываются признаками другой породы. По данным их работы, олигогенное наследование характерно только для некоторых признаков поведения, а во многих случаях распределение признаков у потомства свидетельствовало о полигенном наследовании. Это в первую очередь относится к поведению собак при сложных тестах, включающих обучение в лабиринте, дифференцировку и тест на оперирование пространственными представлениями.

Помимо установления сложного полигенного наследования способностей к решению сложных тестов было показано, что при определении успешности решения теста собаками разных пород важную роль играют и "некогнитивные" переменные. В частности, межпородные различия в успешности решения задач могли определяться разным уровнем трусливости, тогда как истинные градации по уровню собственно когнитивных способностей выявлялись с трудом.

Это обширное исследование, проведенное в начальный период развития генетики поведения и на таком сложном объекте, как собака, тем не менее, предвосхитило основные результаты, полученные в этой области в дальнейшем. Позднейшие генетические исследования сложных форм поведения лабораторных грызунов выявили важную роль в их осуществлении более простых переменных (см., например: Эрман, Парсонс, 1985).

8.6.2. КРАТКИЙ ОБЗОР ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ПОВЕДЕНИЯ ГРЫЗУНОВ

Первыми исследованиями по генетике поведения были попытки селекции крыс на способность к обучению. Большинство из этих работ имеет лишь исторический интерес, однако проведенная С. Трайоном работа по отбору крыс на быструю и медленную обучаемость в сложном лабиринте при пищевом подкреплении составляет исключение. Начатая в середине 20-х годов, она увенчалась созданием 2 линий, получивших название *Trayon maze-bright (TMB)* и *Trayon maze-dull (TMD),* которые существуют по сей день и поддерживаются без дополнительного отбора (см. рис. 8.22 на с. 299).

В многочисленных исследованиях способности к обучению и ряда физиологических признаков у крыс этих линий (см.: 8.6.3.1) было показано, что успешность обучения в лабиринте "умной" линии и большое число ошибок у "глупой" специфичны только для лабиринтов данного типа, а при других тестах на обучение результаты могут иметь даже обратный знак.

Выведение линий, различающихся по каким-то параметрам поведения, представляет собой обычно лишь первый этап работы. Если такие линии различаются не только по величине

исследуемого признака, но и по другим параметрам, то подобную ассоциацию необходимо изучить в специальных экспериментах.

Искусственный отбор проводится на базе исходной популяции животных, которая всегда бывает довольно малочисленна. При малом числе животных-основателей линии всегда существует достаточно большая вероятность случайной "фиксации" у отбираемых по нашему признаку аллелей других генов, не имеющих отношения к изучаемому признаку поведения. Поэтому корреляцию каких-либо двух и более признаков у селектированных линий нельзя трактовать как свидетельство общности их физиологической основы. Это одно из основных правил в исследованиях по генетике сложных форм поведения. Чтобы доказать наличие общих причин изменчивости таких коррелированных признаков, необходимо провести дополнительные исследования.

Проиллюстрируем это на следующем примере. В работе голландского ученого Х. Ван-Абилена на основе популяции гибридов между линиями мышей *C57BL/6J* и *DBA/2J* были выведены две линии, контрастные по уровню исследовательской активности в установке "открытое поле", точнее по количеству исследовательских "стоек".

Данные линии были также контрастны и по уровню активности ацетилхолинестеразы в коре головного мозга. Однако у гибридов второго поколения и у беккроссов этой корреляции не было, что свидетельствует об отсутствии непосредственной связи между признаками. В то же время (см.: следующий раздел) была обнаружена связь исследовательской активности с показателями некоторых мозговых медиаторных систем, но она имела значительно более сложный характер.

Если два признака продолжают обнаруживаться в тесной, статистически достоверной ассоциации друг с другом у гибридов F_2 и у беккроссов, то предположение об их тесном сцеплении бывает оправданным. Примером логично построенной работы по доказательству связи способности к обучению реакции активного избегания в челночной камере и размером интра- и супрапирамидальных полей окончаний мшистых волокон в поле САЗ гиппокампа является серия исследований Х.-П. Липпа и др. (см.: 8.6.7.2).

Другой способ оценки случайности или неслучайности корреляции признаков поведения при селекции – это проведение двух (или более) параллельных селекционных экспериментов. В этом случае случайная фиксация аллелей, если она произошла в одной из пар селектируемых линий, с очень высокой вероятностью не произойдет в другой паре, и вопрос о генетической природе обнаруженной корреляции будет выяснен. Так, например, при селекции мышей на большой и малый вес мозга, проведенной в четырех независимых экспериментах (см.: Wimer et al., 1969; Fuller, 1979; Попова, Полетаева, 1986; Попова и др., 1977), было обнаружено, что мыши с большим весом мозга обладают достоверно более высокой обучаемостью навыкам разной природы. Это означает, что действительно больший вес мозга является фактором, благоприятствующим обучению. Отметим, что на человека эта закономерность не распространяется.

Исследователи уделяют большое внимание поиску физиологических механизмов межлинейных различий в поведении. В этом отношении интересны работы, проводимые в Институте цитологии и генетики РАН в Новосибирске (Трут, 1987). Начатые много лет назад длительные селекционные эксперименты по выведению линий (лисиц, норок, крыс-пасюков), различающихся по агрессивности, увенчались успехом, и исследователи имеют в своем распоряжении уникальные "параллельные" селектированные линии представителей разных отрядов млекопитающих (об этологических представлениях поведения при конфликте см.: 4.3).

Поскольку физиологическая регуляция признака "агрессия по отношению к человеку" изучена достаточно хорошо, поиск генетических коррелятов повышенной и пониженной агрессивности производился не вслепую, а на основе уже имевшихся представлений о ключевой роли биогенных аминов и системы их синтеза и деградации в определении уровня агрессивности. Очевидно, что и в таких случаях важную информацию может дать анализ корреляции признака в расщепляющихся поколениях. Однако сам признак хорошо изучен, и именно благодаря этому для выяснения особенностей его генетической основы достаточно плодотворными оказываются простые межлинейные сравнения и анализ поведения гибридов.

Ниже мы приведем короткую сводку результатов генетических исследований ориентировочно-исследовательского поведения, агрессивности и способности к обучению, проведенных традиционными методами, применявшимися в генетике поведения в течение всего периода ее формирования – в 60–80-е годы.

Роль отдельных генов в формировании некоторых признаков поведения будет рассмотрена на примере гена альбинизма, генов, мутации по которым вызывают неврологические нарушения, а также генов, экспрессирующихся у трансгенных животных.

8.6.2.1. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ОРИЕНТИРОВОЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ПОВЕДЕНИЯ ГРЫЗУНОВ. Исследовательское поведение, вызываемое новой обстановкой и новыми предметами, представлено у грызунов поведенческими актами и позами, которые способствуют сбору информации о незнакомых элементах ситуации.

Как упоминал ось выше, существование генетического компонента изменчивости исследовательского поведения проиллюстрировал X. Ван-Абилен (van Abeelen, 1974). У мышей двух инбредных линий *C57BL/6J* и *DBA/2J* число вертикальных стоек в установке "открытое поле" достоверно различалось. Как показал анализ гибридов первого и второго поколения, этот типично количественный признак имеет полигенный тип наследования. На основе популяции межлинейных гибридов была начата селекция мышей на высокие и низкие значения признака – числа стоек в ситуации "открытого поля". В результате этого эксперимента еще в начале 70-х годов были получены линии, достоверно различающиеся по уровню исследовательской активности. Они представляли собой удобную фи-зиолого-генетическую модель для исследования особенностей морфологической и биохимической организации мозга, обеспечивающих различия в этом виде поведения мышей.

Одним из направлений таких исследований был сравнительный анализ состояния холинергической, ГАМКергической и опиатной систем гиппокампа у инбредных линий *C57BL* и *DBA*, а также у двух селектированных линий. Различающиеся по поведению линии давали и противоположно направленные реакции на введение ряда фармакологических веществ, воздействующих на упомянутые выше мозговые медиаторные системы. Внутримозговое (в гиппокамп) введение скополамина – антагониста холинергической системы – снижало показатели исследовательской активности у мышей *C57BL* и усиливало их у *DBA,* т.е. инвертировало различия, наблюдаемые в норме. Сходные результаты были получены и на селектированных линиях.

Очевидно, что адаптивная реакция на новизну – исследование обстановки – предполагает сбалансированное изменение активности ряда нейронных систем мозга, в частности гиппокампа. Ван Абилен предположил, что у линии *C57BL* такая согласованность более устойчива, чем у *DBA.* Роль особенностей структуры гиппокампа в формировании поведения рассмотрена также в разделе 8.6.7.2.

Поведение животных в установке "открытое поле" было предметом многих генетических исследований. Поскольку помещение крысы и/или мыши на открытую освещенную площадку вызывает не только стремление исследовать новую обстановку, но и страх, то традиционно показатели поведения в этой ситуации принято трактовать как динамический баланс этих двух тенденций. Поэтому высокий уровень локомоции (как правило, при низком уровне эмоциональной реактивности) принято трактовать как показатель высокой исследовательской тенденции (хотя во многих работах в качестве собственно исследовательских движений рассматривались лишь стойки), тогда как обратное соотношение этих показателей обычно служит признаком высокого уровня пугливости.

В период интенсивного накопления фактов генетикой поведения были проведены селекционные эксперименты по выведению линий, контрастных по названным выше признакам. Одна из этих работ – селекция мышей на разные уровни двигательной активности в "открытом поле". Другой известный эксперимент, который был одним из первых в данной области, – это выведение английским ученым П. Бродхерстом (1975) двух линий крыс *(Maudsley Reactive* и *Maudsley Nonreactive strains),* контрастных по уровню эмоциональной реактивности (оценивалась по числу актов дефекации) в "открытом поле". В дальнейшем подобные селекционные эксперименты на крысах и мышах проводились неоднократно, в

результате чего был установлен ряд существенных фактов. Так, разные уровни активности и разная "эмоциональность" оказываются как бы в антагонизме друг с другом. Иными словами, отбор на контрастные значения одного признака, ведет к появлению противоположных по уровню, но также достаточно выраженных различий по другому признаку. Высоко активные животные оказываются "малоэмоциональными" и наоборот. В истории исследования поведения грызунов разных видов и групп, различающихся по полу, возрасту и функциональному состоянию, имеется много примеров, когда этот антагонизм отсутствует, и отрицательная корреляция между уровнями двигательной активности и эмоциональной реактивности не является строго обязательным явлением.

Следует отметить, что в этих селекционных экспериментах также были выявлены и плейотропные эффекты, и коррелированные ответы на отбор. Одной из особенностей линий *Maudsley,* важной для физиологической интерпретации данных, является более развитая иннервация кишечника (за счет энтеральной нервной системы) у крыс, которые в ситуации "открытого поля" совершали большее количество актов дефекации. Это может означать, что интерпретировать высокий уровень дефекации у *Maudsley Reactive* исключительно как показатель высокой эмоциональной реактивности было бы неверно (Blizzard et al., 1982).

Для оценки ориентировочно-исследовательского поведения лабораторных животных применяются разные экспериментальные установки и методы, что может быть причиной наблюдаемых различий в поведении заведомо стандартных линий мышей и крыс. Нередко результаты работ разных авторов даже противоречат друг другу. Как правило, это не служит препятствием в проведении дальнейших исследований, а наоборот, позволяет выяснить возможные причины различий.

При исследовании форм поведения млекопитающих и анализе дифференциального участия в них некоторых отделов мозга все большее значение начинают приобретать так называемые фармако-генетические исследования. Речь идет об оценке реакций на известные (или новые) фармакологические препараты или химические агенты у животных разных генотипов. Сильно упрощая картину, эти работы можно подразделить на несколько направлений: 1) оценку генетической изменчивости в продукции того или иного метаболита, участвующего в осуществлении какой-то реакции; 2) определение изменчивости числа и строения молекул-рецепторов; 3) исследования генетических особенностей эффекторной реакции и др. Одной из "опасностей" фармако-генетических исследований является тенденция перехода на все более простые объекты – срезы мозга, культуру клеток, фракции синаптосом и т.д. С одной стороны, создаются условия для выявления молекулярных механизмов поведенческих реакций, но с другой – затрудняется общая оценка роли таких факторов в формировании поведения. Ввиду этого особо важное значение имеют исследования, проводимые на животных с разными генотипами, а также отслеживание формирования того или иного признака в ходе онтогенеза.

Необходимо отметить и еще одно направление исследований в генетике поведения. Анализ генетической изменчивости некоторых поведенческих реакций, например исследовательской активности мышей (см.: 8.6.6.1), позволяет делать общие выводы об эволюции этой формы поведения.

8.6.2.2. АГРЕССИВНОСТЬ. Всякому, кто изучает поведение животных, очевидно, что термин "агрессивность" относится в целом к поведению животных при конфликтах (см.: 5.3.2). Многие исследователи используют также альтернативный термин – "агонистическое поведение", под которым понимают такие поведенческие акты, которые, имея общую задачу адаптации к обстановке, предполагают, тем не менее, .физический конфликт между особями одного вида. Существуют разные формы таких конфликтов: это агрессия хищника, межсамцовые конфликты, материнская агрессия, агрессивное поведение в ситуации, вызывающей страх (Попова^ 1988). Такое поведение называется также активно-оборонительной реакцией, ее генетические основы исследовались Л.В. Крушинским (1991) на собаках еще в конце 30-х годов.

Агрессия хищника. Агрессия хищника – это одновременно и специфическое явление, связанное с пищевым поведением, и проявление агонистического поведения, имеющего общие

черты с агрессией других типов. Агрессию хищника изучают на разных моделях – на крысах, убивающих мышей и сверчков, на мышах, "охотящихся" на сверчков и саранчу, на пушных зверях – норках и лисицах, у которых анализируется реакция на традиционную для них добычу.

Генетические исследования обнаружили не только межлинейные различия, но и доминирование у мышей высокого уровня агрессии хищника. Данные генетического анализа предположительно свидетельствуют о наличии у мыщей двух главных генов, которые контролируют признак "агрессия хищника".

Агрессивность, адресованная человеку, – весьма специфический тип поведенческих реакций. Она была объектом специальных исследований большого коллектива ученых под руководством академика Д.К. Беляева (см. выше).

В длительных селекционных экспериментах, проведенных в Институте цитологии и генетики СО АН СССР в Новосибирске, были получены линии серебристо-черных лисиц и серых крыс, различающиеся по уровню агрессивности, возникающей при контакте с человеком. В последние годы выведены такие же линии норок. Неагрессивная линия лисиц, полученная в результате отбора, обладает необычным для этого вида типом поведения: они активно ищут контакта с человеком и не испытывают ни малейшего страха перед ним. Линии крыс, селектированные на основе выборки отловленных в природе крыс-пасюков, также резко отличаются по агрессивности, адресованной человеку.

Специальные эксперименты показали, что крысы, агрессивные в отношении человека, не показывают столь же выраженной агрессии хищника. К 20-му поколению селекции крыс на высокую и низкую агрессивность по отношению к человеку у них не произошло изменений в уровнях агрессии хищника и межсамцовой агрессии. Это означает, что "агрессия хищника" и "агрессия к человеку" имеют разные физиолого-генетические механизмы.

Нейрохимические исследования показали, что отбор на разные уровни агрессивности, адресованной человеку, позволяет получить линии с измененным гормональным статусом, специфика которого проявляется как в состоянии покоя, так и в состоянии испуга и стресса.

Анализ особенностей поведения животных в условиях их "принудительного" контакта с человеком привел Д.К. Беляева к выводу, что агрессия серебристо-черных лисиц, направленная на человека, сопровождается формированием у них стрессорной реакции, а отбор на тип поведения "ручные животные" (одомашнивание) фактически означает формирование стрессоустойчивого генотипа (см. также: 8.6.5.3).

Межсамцовые конфликты. Как известно, у самцов многих видов существуют две формы поведения при социальном конфликте – нападение и защита (см. также: разделы 4.3 и 5.3.2). Они различаются как по характеру движений (наборам ФКД) животных, так и по "мишеням" (особенностям нанесения укусов).

Для грызунов характерны преследование противника, вертикальные и боковые позы угрозы, укусы с отталкиванием. Укусы нацелены главным образом на спину, бока и основание хвоста соперника. При защите животное ведет себя по другому: для него характерны главным образом реакция бегства, позы "защиты" и "подчинения", а также нанесение укусов "в прыжке".

Генетические исследования реакции нападения практически всегда осуществляются на основе теста "попарного ссаживания" двух самцов. Существуют три типа таких "диадных" тестов.

Во-первых, можно сажать вместе животных одного и того же генотипа, например одной линии или гибридов первого поколения. Во-вторых, можно исследовать конфликт между животными разных генотипов. Третий способ – это метод "стандартного тестера", когда конфликты индуцируются между животными анализируемого генотипа и определенного стандартного генотипа. Этот самец, стандартный тестер, не должен сам инициировать конфликт (нападать), но при этом от него требуется способность спровоцировать реакцию нападения у партнера, не "давая сдачи". Часто в качестве стандартного тестера используют кастрированных гибридных животных, на тело которых наносят капли мочи самцов нужного исследователю генотипа. Иногда используют самцов с выключенным обонянием (либо путем удаления обонятельных луковиц, либо путем орошения обонятельного эпителия сульфатом цинка), что снижает их агрессивность.

Данные, получаемые при тестировании разными методами агрессивной реакции нападения, нередко различаются. Так, например, у самцов линии *BALB/c* число драк было выше, чем у *C57BL*, когда их тестировали с самцами той же ("своей") линии; при использовании метода стандартного тестера соотношение интенсивности реакций нападения было обратным. Это означает, что данная простейшая форма социального поведения определяется не только генами данной особи, но и спецификой раздражения (зрительного, обонятельного и др.), идущего от оппонента, т.е. также в значительной мере определяется его генотипом. Очевидно, что этот осложняющий исследование фактор следует непременно учитывать при генетическом анализе числа и интенсивности атак. Существенно важно, в какой обстановке – новой или же в привычной домашней клетке – происходит тестирование. В последнем случае этот тест носит название "резидент – чужак (интрудер)".

Химическая коммуникация, которой принадлежит важнейшая роль при формировании социальных контактов в сообществах грызунов, также находится под генотипическим контролем. Подробная и крайне поучительная сводка работ по данной проблеме была сделана С.Н. Новиковым в 80-х годах (Новиков, 1988), но не утратила актуальности и сейчас.

Следует отметить, что анализ генетических закономерностей межсамцовой агрессии проводят при "спонтанной" агрессивности, а также при агрессивности, резко усиленной содержанием животного в изоляции. Агонистическое поведение как признак несколько различается по своим свойствам при этих двух типах его индукции.

При исследовании генетики агрессивности оценивается, как правило, целый ряд параметров: латентный период первой атаки, число нападений за фиксированный интервал времени, длительность агонистического контакта, его интенсивность, а также доля агрессивных животных в группе.

Для всех перечисленных признаков характерна генетическая изменчивость, однако корреляции между числом самцов, проявляющих агрессию, и интенсивностью их агонистического поведения обнаружено не было. Другими словами, межлинейные различия в экспрессивности и пенетрантности разных показателей агонистического поведения носят сложный характер и не совпадают между собой. Специальные опыты показали, что эти признаки определяются разными генетическими системами. Такие признаки, как суммарное время, проведенное парой мышей в состоянии конфликта, и число дискретных атак наследуются аддитивно и не связаны с полом, тогда как в наследовании уровня агрессивности (доле агрессивных животных) доминирует низкий порог агрессивной реакции (иногда даже с эффектом сверхдоминирования). Вместе с тем, нельзя забывать, что в определении фенотипа агонистического поведения участвует много независимых переменных, следовательно, простых результатов при решении этой проблемы быть не может.

Сложная картина формирования агонистического поведения с позиций генетики означает, что исследователи должны уделять большое внимание поиску удобных, надежных и простых генетических моделей, которые позволяли бы свести к минимуму влияние внешних условий. Работа на таких моделях дает возможность использовать современные методы генетических исследований: методы ре-комбинантных и рекомбинантных конгенных линий, картирование локусов количественных признаков, определение полиморфизма длины рестрикционных фрагментов ДНК и др.

Эксперименты, в которых проводили классический менделевский генетический анализ признаков, связанных с реакцией нападения, показали, что целый ряд ее характеристик генетически детерминирован, и их наследование можно описать как моно- или двухфак-торное.

Межлинейные различия по особенностям самцовой агрессивности определяют в основном выбор доминанта в однополой, искусственно созданной группе самцов разных генотипов. Работы сотрудников Института цитологии и генетики СО АН СССР (Новосибирск) показали, что линия *PT, а* также гибриды первого поколения линий *PT* и *CBA* имеют устойчивую тенденцию поставлять доминантов, а целый ряд других инбредных линий располагаются в порядке убывания этой способности (Осадчук, Науменко, 1981).

Селекционные эксперименты с отбором мышей и крыс на разные уровни агрессивности предпринимались неоднократно. Широкую известность в этом плане получила работа К.И.

Лагершпец и К.М. Ла-гершпец (K. Lagerspetz, K. Lagerspetz, 1974) по селекции крыс.

Ван Оортмерсен с сотр. (Benus et al., 1987; 1988) путем искусственного отбора создали две линии мышей, различающихся по агрессивности. Селекция проводилась из генетически гетерогенной популяции диких мышей. В качестве критерия для отбора был взят латентный период первого нападения (при тестировании со стандартным тестером – самцом линии *MAS-Gro).* Латентные периоды менее 200 сек считались короткими, более 200 сек – длинными. Уже через 8 поколений величины латентных периодов первой атаки у двух селектированных линий практически не перекрывались. Отбор в этой работе проводили по поведению самцов, а тестирование самок на агрессивное поведение не выявило межлинейных различий. Интересно отметить, что селекция самок диких мышей на высокую и низкую агрессивность не привела к различиям в агрессивности самцов полученных линий. Это еще раз подтверждает, что, несмотря на внешнее сходство двигательных актов агонистического поведения разного вида, контролирующие их генетические системы оказываются, по крайней мере частично, разными, и могут зависеть от пола.

Видоспецифические движения и позы при агрессивных реакциях, будь это нападение матери, защищающей гнездо, или межсамцовый конфликт, достаточно сходны между собой. Это свидетельствует об определенной общности физиологических механизмов обеих реакций. Однако подобное сходство внешней формы не должно заслонять от нас того обстоятельства, что генетические закономерности проявления разных агрессивных реакций (например, агрессии хищника, межсамцовой агрессии и др.) могут сильно различаться, как об этом уже говорилось выше. Более того, в зависимости от критерия отбора на агрессивность даже линии, полученные в результате отбора, также могут иметь разную "структуру" агрессивного или неагрессивного фенотипа. Линии *Turku agressive* и *Turku nonagressive* (K. Lagerspetz, K. Lagerspetz, 1974), как и линии Ван-Оортмерсе-на, различавшиеся по межсамцовой агрессивности, имели и разные уровни материнской агрессии. Критерий отбора в этой работе был иным: при тестировании самцов для отбора их не содержали в изоляции. Такие различия в особенностях фенотипического проявления агрессивности у разных линий могут быть использованы для изучения физиологических механизмов агрессивного поведения.

На поведение животных агрессивных и неагрессивных линий могут оказывать большое влияние факторы внешней среды, такие как опыт предыдущих конфликтов, воздействия на животных в ходе онтогенеза, изменение гормонального фона особи.

Уровни секреции гормонов, в частности тестостерона, также находятся под контролем генотипа. Генетическая система, "ответственная" за этот признак, связана с У-хромосомой. В какой степени генетическая регуляция уровня тестостерона, а следовательно, и уровня половой активности самцов, связана с системой генетического контроля межсамцовой агрессивности?

Интерес к проблеме вызвал появление серии оригинальных исследований роли генов, локализованных в У-хромосоме, при формировании агрессивного фенотипа самца мыши (Maxson, 1992). Как известно, в У-хромосоме выделяют два участка. Один из них называется псевдоаутосомным. Он может рекомбинировать в мейозе с *X*-хромосомой, располагается в теломерном участке длинного плеча У-хромосомы, и передается как дочерям, так и сыновьям данного самца. Другой, истинно моносомный (т.е. специфичный для половой хромосомы) участок, передается строго от отца к сыну и называется непсевдоаутосомным. Он состоит из короткого плеча, цент-ромерного района и участка длинного плеча У-хромосомы вплоть до псевдоаутосомного участка. Непсевдоаутосомный участок содержит гены, ответственные, например, за детерминирование развития гонад в семенники, ген, кодирующий *H-* Уантиген, и др. Поскольку этот участок может передаваться только от отца к сыну, разработаны системы скрещиваний, позволяющие определять, влияют ли расположенные в нем гены на реакцию нападения. Можно, например, сравнить реакцию нападения у самцов–реципрокных гибридов первого поколения от скрещивания линий грызунов, контрастных по данному признаку. Если поведение таких самцов-детей и их отца окажется сходным, то это можно истолковать как свидетельство участия одного или более генов непсевдоаутосомного участка в формировании признака (см. также: Carlier et al., 1990).

Тщательные исследования поведения мышей, у которых У-хромо-сома имела

происхождение либо от линии *DBA/1,* либо от *C57BL/10,* показали, что изменчивость агрессивного поведения самцов связана с группой генов псевдоаутосомного участка У-хромосомы, т.е. той части генома, которая рекомбинирует с ^-хромосомой самки. Этот участок контролирует длительность латентного периода первой атаки у линий Ван Оортмерсена. Возможно, что подобная локализация по крайней мере ряда генов, связанных с агрессивностью, объясняет некоторую взаимозависимость агрессивных реакций, проявляющихся в разных ситуациях.

Межсамцовая агрессивность при жизни мышей в естественных условиях есть фактор, обеспечивающий установление иерархии внутри небольших сообществ, из которых собственно и состоит популяция домовой мыши (см.: 5.5.1). Установившаяся внутригрупповая иерархия обеспечивает минимальный уровень агрессии в "повседневной жизни" групп, а также служит фактором, определяющим расселение молодых половозрелых самцов на новые территории.

8.6.3. СПОСОБНОСТЬ К ОБУЧЕНИЮ

Способность к обучению – это наиболее трудная, но и наиболее увлекательная область генетики поведения. Первая последовательная попытка селекции крыс на способность к обучению (опыт Трайона) показала практически все трудности, подстерегающие исследователя на этом пути.

8.6.3.1. линии ТРАЙОНА. Селекция крыс на успешность (количество ошибочных заходов в тупики) обучения поиску пищи в лабиринте (рис. 8.22) была одной из первых работ по генетике поведения (см.: 8.6.2). Было показано, что крысы "умной" линии *TMB* обучались значительно лучше в исходном 17-тупиковом лабиринте, а также в более простом, 14-тупиковом. В то же время при обучении в 16- и 6-тупиковых лабиринтах межлинейных различий обнаружено не было.

Обучение реакции избегания воды было более успешным у "глупой" линии *TMD.* В дальнейшем было показано, что *TMB* лучше обучались реакции активного избегания в челночной камере, но в тесте на обучение избеганию тока, когда надо было выпрыгивать из ры (а не переходить из одной ее половины в другую) показатели *TMD* были выше. Это может означать, что в эксперименте Трайона отбор животных производился (неосознанно, разумеется) не только на способность к обучению, но и на какие-то особенности поведения, связанные с лабиринтом данной конфигурации. У крыс линии *TMB* выше пищевая мотивация, но слабее оборонительная, они меньше отвлекаются при выполнении навыка, тогда как крысы линии *TMD* пугаются даже при манипуляциях дверцами лабиринта. Исследователи приходят к выводу, что *TMB* лучше решают тесты, связанные с пространственными стимулами, тогда как TMD успешнее обучаются при зрительных раздражителях.

Другие формы поведения трайоновских линий в значительной степени различаются между собой, причем физиологическая интерпретация различий иногда достаточно проста, иногда затруднительна или просто невозможна. У линии ТМВ был ниже порог провокации ЭЭГ-знаков судорожной активности при электростимуляции миндалины, слабее реакция на новые предметы, ниже уровень локомоторной активности в колесах. Можно полагать, что отбор на разную степень успеха обучения в лабиринте способствовал формированию генотипов, при которых особенности процесса восприятия, параметры пространственной памяти, мотивация и другие феноти-пические признаки оказались в одном случай оптимальны, а в другом – субоптимальны для выполнения данной реакции.

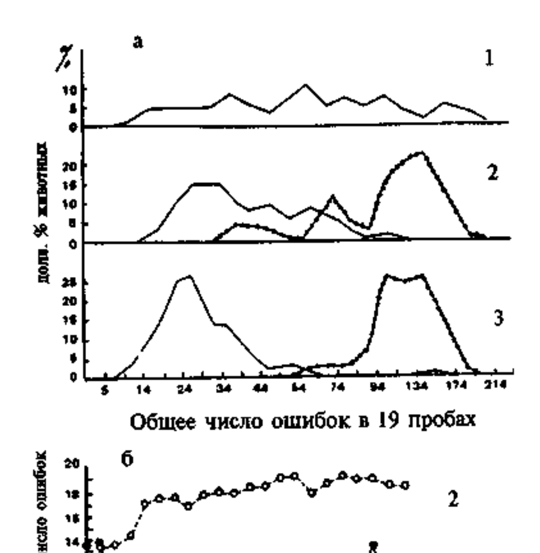
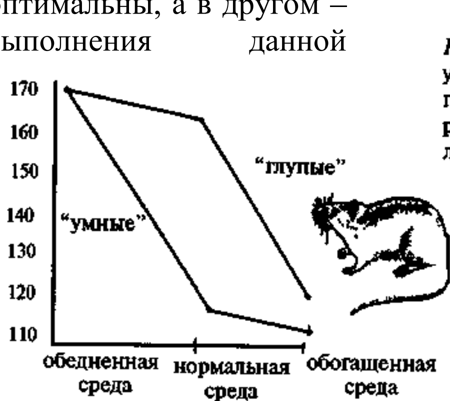


Рис. 8.22. **Селекция крыс на высокий и низкий уровень обучаемости (число ошибок) в многотупиковом лабиринте (опыт Трайона). На а: 1 — родительское поколение; 2 — 4-е поколение селекции; 3 — 8-е поколение селекции; на б: 1 — "умные" крысы; 2 — "глупые" крысы обогащенной среды. По оси ординат — число ошибок при обучении (*Мак-Фарленд, 1988*)**



Результаты сравнения поведения трайоновских линий достаточно поучительны в том отношении, что иллюстрируют сложную картину, которая может получиться в результате отбора на способность к обучению, если реально отбору подвергается признак, косвенно связанный с изучаемым. Несомненно, что при создании путем отбора трайоновских линий произошло видоизменение их поведенческих фенотипов. В то же время достоверного прямого влияния отбора на собственно способность к обучению не обнаруживается. Примером сложности полученной картины является изменение способности к обучению крыс этих линий при выращивании их в условиях с разной степенью "обогащенности" среды (рис. 8.23; см. также: 7.3).

8.6.3.2. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ УСЛОВНОЙ РЕАКЦИИ АКТИВНОГО ИЗБЕГАНИЯ. Реакция активного избегания удара электрического тока в челночной камере – это четкий, легко поддающийся количественному учету тест на обучаемость у лабораторных грызунов. Поскольку в качестве условного раздражителя можно выбрать звук, то при использовании этого теста можно включать в сравнение и животных-альбиносов, не опасаясь, что низкая острота их зрения повлияет на успешность выполнения навыка. Челночные камеры, в которых животные обучаются попеременно переходить из одного отсека в другой при предъявлении условного сигнала, легко автоматизировать, что способствует получению данных на большом числе животных в унифицированных условиях. Все это сделало данную методику очень популярной среди исследователей, а число работ, выполненных с ее помощью, составляет многие сотни. Особенно велико число фармакологических и фармакогенетических исследований.

В начале 60-х годов на основе популяции крыс Вистар итальянский исследователь Дж. Биньями начал селекцию на высокую и низкую способность крыс к обучению реакции активного избегания в челночной камере. Уже через несколько лет эти линии были сформированы. С начала 70-х годов селекция и разведение этих крыс проводились независимо в Швейцарии, Великобритании и Канаде.

Межлинейные различия по селектируемому признаку высокодостоверны. Эти линии

получили название римских *(Roman High Avoidance, RHA, Roman Low Avoidance, RLA)* и интенсивно исследуются во многих лабораториях мира.

Сравнение результатов огромного числа работ, полученных на этих линиях с использованием практически всех существующих методик оценки поведения, привело исследователей к заключению, что межлинейные различия у *RHA* и *RLA* связаны с эмоциональностью и разным типом реакции на стрессоры (Жуков, 1997; см. также: 8.6.5.3). В то же время существуют достаточно убедительные данные, что эти линии показывают различия и в ассоциативных способностях, т.е. в способности к обучению как таковой. Большое внимание нейроэндокринологическим механизмам различных стратегий поведения крыс в условиях избегаемого и неизбегаемого удара электрического тока было уделено в работах на крысах двух селектированных линий – *КНА* и *KLA (Koltoushi High Avoidance, Koltoushi Low Avoidance),* иначе называемых линиями BJI и НЛ. Выведение этих линий было начато в конце 50-х годов в Институте физиологии им. Павлова АН СССР В.К. Федоровым, а после его смерти продолжено Н.Г. Лопатиной с соавт. (см.: Лопатина, По-номаренко, 1987). Как и другие линии крыс, селектированные на высокую и низкую способность к избеганию в челночной камере, данные линии отличаются друг от друга и по иным признакам, связанным как с поведением, так и с более "простыми" физиологическими реакциями. Подробный анализ экспериментальных данных, полученных на крысах этих линий, проведен в монографии ДА. Жукова (1997).

Способность крыс селектированных линий к обучению реакции избегания была сопоставлена с таким морфологическим показателем, как размер интра- и инфрапирамидных проекций мшистых волокон – аксонных окончаний нейронов зубчатой фасции в поле САЗ гиппокампа. Эта проблема рассмотрена более подробно в разделе 8.6.7.2.

Позднее, уже в 70-е годы были созданы путем селекции еще две линии *(Syracuse High Avoidance, SHA, Syracuse Low Avoidance, SLA),* различающиеся по обучению реакции активного избегания, но не обнаруживающие, в отличие от римских линий, различий в уровне двигательной активности. Исходной популяцией для этой селекционной работы служили крысы Лонг-Иване. В настоящее время крысы хорошо обучающейся линии *SHA* дают примерно 40 реакций избегания в 60 предъявлениях теста, тогда как *SLA* – ни одного. У *SLA* сильно подавлены межсигнальные реакции, однако скорость выполнения реакций избавления (т.е. реагирования на включение электрического тока-наказания) у них не отличалась от линии *SHA.* В тесте "открытого поля" *SLA,* как и *RLA,* более эмоциональны, однако различий в уровнях локомоции у них, как сказано выше, не выявлено.

Генетические модели способности к обучению, какими являются линии крыс *RHA* и *RLA,* а также *SHA* и *SLA,* используются также в исследованиях роли наиболее изученных медиаторных систем в формировании межлинейных различий реакции на стресс, в обучении, в организации болевой чувствительности. Эти исследования представляют большой интерес, но в настоящем пособии не могут быть затронуты сколько-нибудь подробно (см.: Gray, 1987).

Другим аспектом проблемы, который делается очевидным при анализе межлинейных различий в обучении реакции избегания в челночной камере, является биологическая адекватность самого теста. В самом деле, анализ "логики" этого теста показывает, что данная реакция далека от того, чтобы имитировать какую-либо из естественных поведенческих реакций крысы или мыши. Животное, находящееся в камере, получает болевое раздражение (удар тока), которому предшествует некий сигнал (свет и/или звук). Бурная двигательная реакция в ответ на боль "переносит" крысу или мышь в другую половину камеры, где ток (и наказание) отсутствует и где она получает отдых. Однако через короткое время в этом бывшем безопасном отсеке животное получает новый удар тока, а метания по клетке переносят его в отсек, где ранее также предъявлялось наказание. В этих условиях у животных (тем не менее) формируется условная реакция выполнения перехода из одного отсека в другой в ответ на предъявление условного сигнала (света или звука).

Реакция перехода выполняется в двух половинах камеры (в двух разных контекстах), причем пребывание в каждом из них регулярно наказывается (если реакция не выполняется). Это означает, что в данном тесте животное должно искать убежища там, где оно только что получило наказание.

Возможно, эта логическая противоречивость теста и есть причина того, что множество генетических линий и групп лабораторных грызунов демонстрирует весьма невысокие показатели обучаемости, хотя у некоторых животных они, напротив, высокие. В чем же заключаются различия между такими животными? Ответ на этот вопрос исследователи нашли с помощью генетико-этологического анализа проблемы (Вилкок, 1975). Генетический эксперимент, который позволил найти путь его разрешения, изложен в разделе, посвященном описанию методов диаллельного скрещивания (см.: 8.6.6.2).

Этологический аспект проблемы заключается в следующем. Боль как фактор, провоцирующий у животного реакцию страха, вызывает у млекопитающих, а точнее у грызунов, одну из двух ответных реакций: либо замирание (затаивание), либо бегство.

Существует так называемая двухкомпонентная теория физиологических механизмов реакции избегания, в соответствии с которой в начальный период обучения выявляется тенденция либо "затаиваться" от опасности, которую представляет собой боль, предваряемая условным сигналом, либо убегать, но обе реакции сначала осуществляются вне связи с условным сигналом. Преобладание у животных реакции "затаивания" ухудшает их шанс усвоить данный навык. В целом, по мере увеличения числа сочетаний условного и безусловного сигналов в поведении начинает превалировать тенденция к бегству. Это не объясняет, почему смена реакций обнаруживает подобную динамику, однако для анализа поведения в челночной камере с позиций генетической изменчивости объяснение представляется продуктивным.

При отборе животных в процессе выведения линий, быстро и медленно обучающихся условнорефлекторной реакции избегания, исследователь руководствуется условными критериями обученное™, точнее, тем, как быстро животные, которые будут использованы в качестве производителей, их достигают. Можно предполагать, что крысы, быстрее достигшие данного критерия, действительно обладают более высокими ассоциативными способностями. Однако естественно предположить и другое: исследователи отбирают не только "умных" и "глупых" животных, но и таких, у кого оказываются более низкими пороги реакции бегства в ответ на боль (более высокий уровень реакций избегания), а также тех, у кого ниже пороги реакции замирания как ответа на боль (уровень реакций избегания ниже). Данные опыта по диаллельному скрещиванию (см.: 8.6.6.2) в целом подтверждают правомочность такого предположения.

8.6.3.3. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ТРАНСГЕННЫХ МЫШЕЙ ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ РОЛИ ГЕНОТИПА В ПРОЦЕССЕ ОБУЧЕНИЯ. Как уже упоминалось, в настоящее время разработаны экспериментальные приемы, с помощью которых в геном животного можно ввести последовательность оснований, кодирующую определенный белок. Этот ген может быть новым для вида или видоизмененным геном вида-хозяина. В последнем случае, как правило, речь идет о "выключении" какого-либо гена из процесса развития. Организм такого трансгенного животного (это как правило, мышь или дрозофила) развивается в новых условиях, когда данный ген не может экспрессироваться нормально.

Экспериментальные схемы обучения, которые используются для тестирования запоминания у лабораторных мышей и крыс, позволяют с большой надежностью разделить влияние какого-либо фактора на краткосрочную и долгосрочную память, а также на процесс собственно усвоения навыка. В основе такого навыка обычно лежит простая двигательная реакция или, наоборот, ее торможение (невыполнение). Усвоение подобного навыка происходит при единственном сочетании условного и безусловного раздражителей, что также важно для четкости оценки эффекта мутации.

Многочисленные данные об участии системы вторичных посредников в формировании следа памяти позволяют считать доказанным, что долговременная память связана с изменениями в структуре синаптических белков, причем эти изменения осуществляются в результате целого каскада событий, одним из которых является активация гена, кодирующего белок *CREB.* Для выяснения его роли в формировании памяти были получены мыши, у которых отсутствовал ген, кодирующий белок *CREB* (Bourchaladze et a]., 1994; см.: 8.4.3.6). В интервалах "работы" краткосрочной памяти (30 и 60 мин после сеанса обучения) запоминание навыка было достоверным, тогда как при тестировании в сроки, когда должна "работать" долгосрочная

память (через 2 ч), воспроизведение навыка было сильно нарушено.

Было продемонстрировано также, что феномен долговременной потенциации, который многие рассматривают как гомолог условного рефлекса, формирующийся на уровне нейронных ансамблей гип-покампа, у мышей с отсутствием гена, кодирующего белок *CREB,* развивался аномально в тех же временных пределах. Через 2 ч после воздействия, вызывающего долговременную потенциацию в срезах мозга (гиппокампе) таких животных, все ее проявления уже отсутствуют.

Мыши с искусственной мутацией гена калмодулин-зависимой протеинкиназы II (Bach et al., 1995) нормально обучались навыку отыскания безопасного убежища при наличии сигнальных раздражителей, но не могли усвоить этот навык, когда для этого требовалось формирование пространственного представления. При этом у них наблюдалась еще одна особенность: при раздражении с частотой 5–10 в секунду (т.е. с частотой тета-ритма, как правило, присутствующего в электрограмме гиппокампа при исследовательском поведении) долговременной постсинаптической потенциации не было, в то время как при высокочастотном раздражении гиппокампа она развивалась нормально.

Таким образом, совокупность данных, полученных на животных разного уровня организации, позволяет в настоящее время считать, что экспрессия транскрипционного фактора *CREB,* который активирует гены, прямо связанные с формированием памяти, и ряд других генетических элементов, как правило, связанных с функцией системы вторичных посредников, являются важным этапом записи следа памяти в мозге.

8.6.4. ВЛИЯНИЕ ОДИНОЧНЫХ ГЕНОВ НА ПОВЕДЕНИЕ

В разделе 8.4.3.6 приводились примеры влияния мутаций отдельных генов на разные формы поведения дрозофилы. Эффекты отдельных генов на поведение млекопитающих (преимущественно мыши) бывают не менее иллюстративными. Оценка влияния одиночных генов на поведение требует глубоких знаний по физиологии поведения, поскольку в противном случае интерпретация результатов может быть ошибочной. Данные по роли гена *"albino"* в поведении лабораторных грызунов в этом отношении весьма поучительны.

8.6.4.1. ГЕН АЛЬБИНИЗМА. Альбинизм (депигментация) – это мутация локуса с, локализованного у мышей на 7-й хромосоме. Мутация рецессивна и вызывает целый ряд других аномалий, в частности в зрительной системе. Показано, например, что у альбиносов многих видов происходит практически полный перекрест волокон в хиазме, т.е. у них отсутствуют ипсилатеральные зрительные проекции.

Межлинейные сравнения. В поведении животных-альбиносов также обнаруживается ряд особенностей. Как показали сравнительные исследования частоты самораздражения мозга у мышей линий *BALB/c* и *DBA/2,* средняя частота нажатий на рычаг для раздражения зон "удовольствия" в латеральном гипоталамусе у мышей BALB/c была почти в два раза выше, чем у *DBA/2.* Чтобы выяснить вопрос, в какой степени эти различия связаны с отсутствием пигментации у *BALB/c,* был проведен классический генетический анализ. В специальных скрещиваниях были получены гибриды первого и второго поколения, а также беккроссы – потомки от скрещивания гибридов с родительскими формами. Среди поколения бек-кроссов, у которых произошло расщепление по окраске шерсти, среди мышей с высокой и низкой частотой самораздражения пигментированные животные и альбиносы были представлены с равной частотой. Таким образом, связь между частотой самораздражения и альбинизмом оказалась случайной, а не функциональной, и ассоциация исчезла при более подробном анализе признаков. Этот пример является одной из многочисленных иллюстраций общего правила необходимости анализа обнаруженных межлинейных различий в последующих экспериментах по скрещиванию и расщеплению в гибридных поколениях.

У особей-альбиносов всех видов (включая и человека) отсутствует меланин, причем не только в коже и волосах, но и в радужной оболочке глаз. Отсутствие пигментации глаз (и соответственно измененная зрительная функция) у мышей и крыс-альбиносов требовало специального внимания при проведении сравнительных исследований по генетике поведения грызунов, в частности по методу "открытого поля".

Мышей линии *C57BL/6J* (имеющих черную шерсть, высокий уровень активности и низкий

уровень дефекации в установке "открытое поле") скрещивали с белыми мышами линии *BALB/c* (с низким уровнем активности и высокими показателями дефекации). От гибридов первого поколения получили гибридов второго и третьего поколений, после чего сопоставили показатели активности и эмоциональности с наличием пигментации. Оказалось, что, как и у исходных линий, у альбиносов уровень активности был ниже, а уровень дефекации выше, чем у пигментированных животных. Получив третье поколение гибридов, американский исследователь Дж.Де Фриз, приступивший к этой работе в конце 60-х годов, начал селекцию на высокий, средний и низкий уровни активности в установке "открытое поле", не обращая внимания на цвет шерсти животных. Уже к 8-му поколению в линии, селектированной на высокий уровень активности, практически не было альбиносов, тогда как в линии с низкой активностью их было 100%. В другой паре линий, также селектированных из той же популяции на разные значения признака (уровеньактивности), низкоактивная линия на 60% состояла из непигментированных мышей. Эти полученные данные нельзя было объяснить сцеплением (близким топографическим расположением на хромосоме) двух локусов – локуса альбинизма "с" и какого-то другого, влиявшего на уровень активности, – поскольку низкая активность альбиносов сохранялась и после многих поколений неинбредного разведения, когда такая ассоциация могла многократно нарушиться вследствие кроссинговера. Кроме того, в проводимых параллельно двух селекционных экспериментах (т.е. при параллельной селекции еще трех линий на низкие, средние и высокие значения признака) результаты были сходными. Важность оценки таких коррелированных ответов на отбор достаточно велика, причем для селекционных экспериментов с любыми объектами.

Другая возможность объяснения заключалась в постулировании тривиального плейотропного эффекта гена альбинизма, который заключался в том, что подавление двигательной активности альбиносов было связано с их неспособностью адаптировать зрение к яркому освещению площадки и нормально перемещаться в этих условиях. И действительно, тестирование мышей этих селектированных линий при красном свете практически нивелировало различия в уровне активности.

Метод коизогенных линий. Другим достаточно точным методом, который позволил оценить влияние гена альбинизма на поведение и был минимально связан с возможными эффектами сцепления, оказался так называемый метод коизогенных линий, т.е. инбредных линий, отличающихся друг от друга только по мутации в данном локусе. Так, например, при разведении мышей линии *C57BL/6J* в ней была обнаружена мутация альбинизма, и оказалось возможным сравнить поведение мышей двух линий, которые были генетически идентичны друг другу за исключением гена "с". Даже в условиях тестов, где не было подавляющего влияния яркого света, мыши-альбиносы были менее активны в открытом поле и медленнее избегали воды. При тестировании в течение 90 мин в первые минуты теста активность альбиносов была достоверно более низкой, однако к концу тестирования различия исчезли. Уровень двигательной активности у этих групп мышей при тестировании в течение 24 ч в специальных колесах был одинаковым.

Метод конгенных линий. Использование в генетике поведения метода конгенных линий также связано с локусом альбинизма "с". Метод заключается в том, чтобы путем последовательных скрещиваний ввести в генотип определенной линии участок хромосомы, несущий интересующий экспериментатора локус. После этого возможно сравнение поведения животных, имеющих "новый", мутант-ный локус, с носителями исходного генотипа. Чтобы его сохранить, в каждом поколении новой линии проводят тестирование на наличие у мышей специфического аллеля тканевой совместимости. Это достигается использованием методики трансплантации участков кожи от мыши линии-носителя изучаемого хромосомного локуса. Локусы, обеспечивающие тканевую совместимость, хорошо описаны, картированы и достаточно равномерно распределены по геному, поэтому очень многие мутантные аллели, которые переносятся путем скрещиваний в другой генотип, можно маркировать именно генами гистосовместимости, относящимися к разным группам этой системы.

Таким же способом можно маркировать и ген "с", мутация по которому вызывает альбинизм. Эксперименты по скрещиванию мышей пигментированной линии *C3H* с мышами-

донорами локуса "с" проводились при постоянном тестировании потомства на наличие у них локуса гистосовместимости (по отторжению или приживлению кожного трансплантата от линии-донора). Таким способом было получено несколько линий, одна из которых оказалась депиг-ментированной. Наблюдались также различия в уровне двигательной активности между исходной пигментированной линией *СЗН* и новой конгенной депигментированной линией. В начале тестирования альбиносы были достоверно менее активны, но к концу 90 мин теста различия исчезали.

Описанные методы применяются, разумеется, не только для выяснения роли альбинизма в поведении мышей. Они существенно важны для оценки роли генотипа в действии фармакологических агентов на поведение и на биохимические процессы. Использование метода рекомбинантных инбредных линий (см.: 8.6.6.3) делает результаты таких исследований еще более информативными (De-mant et al., 1992).

Таким образом, помимо достаточно очевидного влияния депигментации на функцию зрения носители данной мутации по ряду признаков отличаются от пигментированных животных, но причина отличий не столь очевидна. Мутация альбинизма связана с изменениями (по некоторым данным, с делецией) структурного гена фермента тирозиназы. Это означает, что при развитии данного фенотипа могут происходить сложные компенсационные изменения, затрагивающие обмен, в частности таких важных веществ, как катехола-мины. Подобные плейотропные эффекты могут быть причиной особенностей поведения животных-альбиносов. Эти вопросы еще предстоит исследовать экспериментально.

8.6.4.2. ВЛИЯНИЕ ПЕРЕСТРОЕК КАРИОТИПА НА ПОВЕДЕНИЕ МЫШЕЙ.

Еще одна категория мутационных изменений – хромосомные аберрации – также могут влиять на функции ЦНС. Из млекопитающих наиболее изученными в этом отношении оказались мыши.

Как известно, существует целый ряд хромосомных аномалий, возникновение которых в той или иной степени нарушает баланс физиологических процессов в организме. Наиболее известный и яркий пример трагического следствия подобного дисбаланса – так называемый синдром Дауна (см.: 8.6.5.6). В кариотипе мыши описаны практически все известные типы аномалий хромосом, достаточно подробно проанализировано их влияние на эмбриогенез (см.: Дыбан, Баранов, 1977), однако исследование поведения таких мутантов проводилось лишь в отдельных случаях.

В кариотипе мыши описано большое число хромосомных транслокаций*. Линии мышей, носителей мутаций этой категории, поддерживаются в лабораториях и питомниках, как например в Джексо-новской лаборатории, наряду с другими инбредными мутантными линиями (см.: 8.1.1).

Влияние хромосомных аномалий на функцию ЦНС и поведение мышей одним из первых предложил исследовать отечественный эмбриолог проф. А.П. Дыбан (1976). На основании данных по специфическому влиянию такого рода аномалий на ход эмбриогенеза мыши он предположил, что характер влияния хромосомных перестроек на поведение может зависеть от типа хромосомной перестройки. Первой работой в этой области был анализ способности к обучению реакции активного избегания у мышей-трисомиков по маркерной хромосоме 715, возникшей в результате транслокации – изменения строения хромосом 13 и 14 (Федоров и др., 1973). Мыши-трисомики, исследованные этими авторами, достоверно отставали в скорости приобретения навыка.

Далее, в совместной работе А.П. Дыбана и В.С. Баранова с Л.В. Кру-шинским и его сотрудниками было проанализировано поведение мышей-носителей так называемых робертсоновских транслокаций". Мыши-носители таких хромосомных перестроек заметно не отличаются ни по физическому развитию, ни по плодовитости. В лабораторных условиях их разводят так же, как животных обычных лабораторных линий.

Для анализа возможных особенностей поведения мышей с роберт-соновскими транслокациями был использован тест на способность

Транслокация – разрыв одной или двух хромосом, вследствие чего участок одной хромосомы переносится на другую и/или образуется отдельная дополнительная хромосома

"Робертсоновская транслокация – это слияние двух акроцентрических (т е палочковидных) хромосом с образованием одной мета- или субметацентрической Цитогенетические исследования показывают, что количество генетического материала при этих транслокациях заметно не изменяется (хотя область околоцентромерного гетерохроматина, по некоторым данным, оказывается измененной) к экстраполяции направления движения раздражителя, предложенный ранее Л.В. Крушинским (1986) для сравнения элементарной рассудочной деятельности животных разных видов, в частности крыс разного генотипа.

Суть методики заключалась в следующем: через небольшое отверстие в стенке камеры предварительно лишенное пищи животное начинало пить молоко. Кормушка с молоком, расположенная за этим отверстием, могла свободно перемещаться вправо или влево от мыши, причем ей был виден только начальный участок этой траектории. Иными словами, мышь получала информацию об исчезновении пищи и о направлении, в котором она исчезла. Задача заключалась в том, чтобы подойти к той стороне стенки, в направлении которой переместилась кормушка. Если доля правильных решений задачи (от всего числа предъявлений теста) достоверно отличалась от 50%-го (случайного) уровня, можно было делать вывод о неслучайном выборе "правильного" направления поиска. Следует сразу отметить, что подавляющее большинство тестированных мышей инбредных линий и аутбредных стоков давали в среднем именно 50%-й (т.е. случайный) уровень решения этого теста.

Способность к экстраполяции была проанализирована у значительного числа мышей, имевших в кариотипе робертсоновские транслокации разных хромосом. У животных *Rb(6,15)1 Aid, Rb(9,14)6Bnr, Rb(16.17)7Bnr, Rb(5,19) 1 Wh* (в скобках указаны номера хромосом, вовлеченных в слияние) доля правильных решений этого теста также не отличалась от 50%-го случайного уровня. В то же время при слиянии хромосом *8* и *17* (это были транслокации *Rb(8,17)llem и Rb(8,17)6Sic,* возникшие совершенно независимо и найденные в разных лабораториях) мыши были способны к экстраполяции (Крушинский и др., 1986). Они отличались и по способности к пространственной ориентации в лабиринте Морриса (см.: 8.6.7.2), но в данном тесте их показатели были достоверно хуже, чем у мышей с нормальным кариотипом (Leitingei ct al., 1994). Специальные эксперименты показали, что такие отклонения поведения связаны с наличием в кариотипе именно данной робертсоновской транслокации, поскольку они встречались у мышей с разным генетическим фоном (Крушинский и др., 1986). Эта хромосомная мутация – слияние хромосом 8 и 17 – вызывает также изменения в содержании мозговых моноаминов, что, несомненно, свидетельствуют о ее влиянии на фунцкию ЦНС. По-видимому, феномен отражает так называемый эффект положения – изменение функции генетических элементов в зависимости от местоположения их в геноме. Нельзя исключить, что слияние хромосом изменяет их пространственное расположение в интерфазном ядре, а это, в свою очередь, может повлиять на процессы экспрессии некоторых генов.

8.6.4.3. ВЛИЯНИЕ НА ПОВЕДЕНИЕ МУТАЦИЙ ГЕНОВ, ВЫЗЫВАЮЩИХ НЕВРОЛОГИЧЕСКИЕ ОТКЛОНЕНИЯ. Выше (см.: 8.5.4), при рассмотрении способов выявления первичного эффекта действия гена, мы касались проблемы нейрогенеза при неврологических мутациях. Вместе с тем, неврологические мутации интересны для генетики поведения и по ряду других причин. Генетические особенности поведения ин-бредных и селектированных линий мышей и крыс, а также мутант-ных линий и стоков с мутациями, затрагивающими отдельные звенья метаболизма, как правило, выражаются в виде слабых, хотя и достоверных отклонений. В то же время моногенные неврологические мутации, выявление которых стало возможным в условиях массового разведения мышей в питомниках, вызывают заметные отклонения в поведении. Эти мутации сопровождаются снижением жизнеспособности животных, у них сильно выражены отклонения в двигательной сфере, а морфология мозга или отдельных его структур в значительной степени изменена.

Все неврологические мутации – это моногенные нарушения. Наблюдения за мутантными животными позволяют составить "реестр" нарушений в двигательной и сенсорной сферах, а также нарушений поведения.

Поскольку одновременно проводится исследование первичных причин этих

неврологических мутаций (см.: 8.5.4), сопоставление всего набора плейотропных эффектов первичного генетического дефекта с нарушением синтеза структурных или регуляторных белков на определенных стадиях развития поможет создать более полное представление о формировании, по крайней мере, самых простых функций мозга. В этом отношении неврологические мутации представляют собой потенциально мощный источник будущих знаний о мозге млекопитающих.

Внешне неврологические мутации проявляются в первую очередь в виде аномальной походки, трудностей в поддержании позы, нарушении способности к плаванию, исследовательскому поведению, в развитии судорожных состояний разной степени тяжести (Полетаева, Романова, 1990).

Первоначально эти дефекты связывали с нарушениями строения мозжечка и/или внутреннего уха, а также (у другой группы мутаций) с демиелинизацией мозга. Более подробные исследования позволили установить, что у таких мутантов нарушено строение продолговатого, среднего и переднего мозга, в том числе и гиппокампа.

Ниже приведен краткий и по этой причине неполный перечень аномалий поведения при неврологических мутациях мыши. Поскольку почти все неврологические мутации рецессивны, а гомозиготные по ним особи мало жизнеспособны (у них укорочена продолжительность жизни и резко снижена способность к размножению) мутантные линии поддерживают путем скрещивания между собой гетерозиготных мышей. При этом в потомстве обнаруживаются как гомо- и гетерозиготы, так и нормальные особи, которые обычно служат контролем при проведении исследований поведения мутантов.

Судорожные состояния. Судороги сопровождают мутации демие-линизации (например, *quacking),* а также *-weaver, Lurcher* и *tottering.* Судороги в ответ на действие сильного звука (так называемая аудио-генная эпилепсия) обнаружены у мышей линии *10J/HY,* у которых мутация локализована в локусе, отвечающем за репарацию ДНК.

При мутации *tottering (tg* – ген локализован в 8-й хромосоме) наблюдается целый ряд аномальных фенотипических признаков. К их числу относятся повышенное содержание в мозге норадреналина и увеличение числа норадренергических терминалей нейронов голубого пятна *(locus coeruleus* – ядро продолговатого мозга). В другой мощной норадренергической системе мозга – в латеральных отделах покрышки *(tegmentum)* изменений не обнаружено. У гомозиготных особей *tg/tg* увеличено число адренергических аксонных терминалей нейронов голубого пятна на клетках новой коры, латерального коленчатого тела, гиппокампа, коры мозжечка, кохлеарного ядра. Ни размеры мозга, ни структура клеток, ни число норадренергических нейронов голубого пятна не отклоняются от нормы. В то же время у мутантов *tg/tg* периодически возникают эпилептиформные разряды в ЭЭГ, так называемые комплексы "пик-волна", а также судорожные припадки.

Более подробный анализ показал, что этот судорожный синдром, по-видимому, относится к категории типичных вторичных эффектов. Полагают, что повышенный уровень норадреналина в мозге этих мутантов вызывает компенсаторные изменения – снижение числа адренорецепторов на нейронах, что может повлечь за собой снижение чувствительности к норадреналину и далее – развитие судорог (см. также: 8.6.5.1).

Гнездостроительное и материнское поведение. Мышь-самка с мутацией *staggerer* (sg, 9-я хромосома, гибель почти 75% клеток Пурки-нье и почти всех клеток-зерен) не поедает плаценту и не слизывает амниотические оболочки новорожденных мышат, не собирает детенышей в гнездо, а, наоборот, разбрасывает их. Она даже не перекусывает пуповину. Тем не менее[A] если собственный помет такой самки на несколько дней забрать от матери и подложить для выкармливания нормальной приемной матери, а самой мутантной самке подложить более старших по возрасту 4-дневных детенышей, то впоследствии у нее может проявиться материнское поведение. Для этого самку с детенышами следует поместить в очень тесную клетку, в которой она не может "раскидать" детенышей и поэтому оказывается в состоянии вырастить большую часть помета. При этом помимо кормления молоком самка способна вылизывать детенышей, однако ни строить гнездо, ни подтаскивать их к нему она не может. Было также показано, что при мутации sg изменены уровни лютеинизирующего и

фолликулостимулирующего гормонов в плазме крови (Guastavino et al., 1992).

Плавание. При некоторых неврологических мутациях, затрагивающих внутреннее ухо и органы равновесия, эта способность полностью отсутствует, тогда как у мозжечковых мутантов плавание нарушено меньше, чем ходьба. Возможно, что этот тип локомоции, как более древний и более примитивный, базируется на более простых, а следовательно, менее затронутых анатомическими аномалиями сетях нейронов.

Исследовательское поведение. При мутации *nervous (nv),* повреждающей клетки Пуркинье мозжечка и его центральные ядра, исследовательское поведение изменяется незначительно. Число норковых реакций (заглядываний в отверстия, проделанные в полу камеры) не отличается от нормы. В то же время *nv* и другие мутанты характеризуются персеверацией реакций, т.е. повторным обследованием одних и тех участков пространства (отверстий-норок). По сравнению с нормальными животными у мутантов резко ослаблен процесс привыкания исследовательского поведения, иными словами, у них нарушен один из наиболее универсальных процессов адаптации к внешним условиям. Следует, однако, помнить, что причиной сильных аномалий исследовательского поведения этих мутантов может быть, по крайней мере частично, измененная моторика.

Реакция чередования. Попеременное перемещение то вправо, то влево при обследовании пространства, при поисковом поведении, при помещении в достаточно знакомую обстановку – характерная черта лабораторных мышей и крыс. У мутантов *sg* эта способность полностью отсутствует.

Аналогичный дефект отмечен у мутантов *rl, wv* и при мутации *purkinje cell degeneration (pcd).* Полагают, что данное нарушение есть следствие аномалий в анатомии и/или нейрохимии гиппокампа.

Обучение в лабиринте; пространственная память. Аномальное строение гиппокампа с нарушением расположения слоев при мутации *Hippocampal lamination defect (Hid),* свойственное линии *BALB/c,* выявляется только гистологически, а специфических изменений поведения, характерных для данной мутации, не описано. При мутации *rl* нарушаются некоторые виды поведения. При мутации *НШ* обучение реакции пассивного избегания не страдает, но оно резко изменено у *rl,* у которой были нарушены даже начальные этапы формирования навыка поиска пищи в радиальном лабиринте. Несмотря на фенотипическое сходство особенностей поведения мутантов *rl* и *sg,* аномалии поведения в радиальном лабиринте и в водном лабиринте Морриса были более сильными у *rl.*

8.6.4.4. ТРАНСГЕННЫЕ МЫШИ. ИССЛЕДОВАНИЕ ПОВЕДЕНИЯ МЫШЕЙ-"НОКАУТОВ".

Развитие генной инженерии и молекулярной биологии сделало возможным получение так называемых трансгенных животных, упоминавшихся в разделах 8.5.3.2 и 8.6.3.3. Напомним, что в геном животного (в настоящее время используются почти исключительно мыши) вводится новый генетический материал – это может быть или участок ДНК, кодирующий измененный ген, уже имеющийся у реципиента, или ген от животного другого вида, например крысы. Выделенный фрагмент ДНК вводится в геном реципиента (точнее, в его зародыш) разными способами. Во-первых, можно произвести прямую инъекцию ДНК в оплодотворенную яйцеклетку. Во-вторых, используя вектор ретровируса, можно ввести ДНК в развивающийся эмбрион, причем наиболее эффективно введение на стадии морулы. Третий способ – это введение в бластоцисту стволовых эмбриональных клеток (с измененным геномом).

Специальные молекулярно-биологические методы обеспечивают достаточно надежную экспрессию новой ДНК в геноме реципиента, иначе введенный в геном фрагмент может сохраняться в латентном виде, не обнаруживая себя (Crenshow et al., 1992).

Как и при работе с химерными животными, для успешного исследования трансгенного организма необходимо уметь четко идентифицировать, у кого именно из мышей данного помета генотип имеет новый, необычный ген. Для этого важно найти надежные маркеры – либо биохимические, либо молекулярно-биологические. Иногда носители такого нового гена внешне отличаются от нормальных собратьев.

Эксперименты по введению фрагмента ДНК с делецией по гену, кодирующему белок

CREB, были упомянуты выше (см.: 8.6.3.3).

Интересные результаты дали исследования мышей с мутантным, т.е. дефектным геном, кодирующим дофаминовый рецептор *D-1.* Животные с таким дефектом развиваются с задержкой и погибают, когда прекращается материнское вскармливание. Однако они успешно выживают, если их перевести на искусственное вскармливание жидкой пищей. У этих животных вполне нормальная координация движений, хотя при исследовательском поведении у них меньше "стоек", чем у нормальных животных тех же пометов. В нейронах стриатума у них нет связывания веществ-лигандов, специфичных для *D-1* рецепторов, хотя нейроны, на которых такие рецепторы находятся в норме, у мышей-нокаутов есть и сохраняются вплоть до взрослого состояния.

Размер мозга у мышей-нокаутов был несколько меньше, однако общее анатомическое строение мозга не менялось. Особенности были отмечены в цитоархитектонике и нейрохимии стриатума, а также в некоторых физиологических реакциях. Каждый из двух структурных компонентов полосатого тела – стриосомы и матрикс (см.: Groves, 1983; White, 1989) – у мутантных мышей имел свои, отличные от нормы особенности. В матриксе наиболее заметным признаком было резкое снижение числа клеток, иммунореактивных к динорфину. В системе стриосом снижалось специфическое окрашивание, которое свидетельствовало об изменениях в содержании опиоидных пептидов. Наиболее интересной особенностью поведения мышей, лишенных рецепторов класса *D-1,* было отсутствие активирующего эффекта введения кокаина. Можно ожидать, что этот объект станет перспективной моделью для выяснения механизмов влияния наркотических веществ на мозг.

Анализ работы мозга и особенностей поведения трансгенных животных ставит перед исследователями вопрос, уже не раз подни-мавшийся в связи с анализом эффекта мутаций. Мутация данного гена может влиять на мозг и поведение не только в связи с выключением его специфической функции, но и потому, что собственно формирование структуры мозга (в данном примере – стриатума) в процессе нейрогенеза у таких мышей также может происходить аномально. Возвращаясь к терминологии классической генетики, мы пока не знаем, в чем заключаются плейотропные эффекты "трансгенной" мутации.

Тем не менее, метод создания трансгенных животных дает ценнейшие данные о специфических функциях тех или иных генов, например в процессе развития мозга, поэтому список линий мышей с измененными генами, а также мышей-нокаутов быстро пополняется. В ряде случаев создание подобных моделей необходимо для практических целей, например для создания мышей без нуклеотид-ной последовательности, кодирующей так называемый прионный белок. Как известно, молекулы этого белка считаются инфекционным началом особой группы нейродегенеративных заболеваний, в том числе болезни овец – скрэпи, от которой ежегодно погибают тысячи животных. В связи с этим практическая задача состоит в создании овец-нокаутов. В качестве первого этапа этого исследования были получены мыши-нокауты по гену прионного белка. Они вполне жизнеспособны и внешне не отличаются от обычных. В пределах нормы сохраняется также обучение пространственному навыку – ориентации в водном лабиринте Морриса.

Были также получены мыши с полностью выключенной функцией гена *Dvll* (одного из трех генов мыши, гомологичных гену полярности сегментов дрозофилы). Животные оказались жизнеспособными, фертильными, у них не было морфологических отклонений в мозге, но отмечались некоторые особенности поведения и физиологии. Во-первых, это была аномалия организации сенсорного притока (gating) в слуховом и тактильном анализаторе. Во-вторых, неожиданно выяснилось, что для них было характерно снижение социальных контактов. Это произошло следующим образом.

Отличительная особенность поведения мышей линии 129/SvSv – это "подстригание усов (вибрисс)" соседям по клетке, так что по достижении взрослого состояния значительный процент животных оказывается лишенным вибрисс (такое поведение описано у самцов и самок нескольких инбредных линий мышей). Гомозиготные мыши-нокауты по упомянутому гену сохраняли свои усы в целости, что было причинно связано с резким уменьшением социальных контактов между этими животными. У них было нарушено и гнез-достроительное поведение.

Особенности поведения (а также нейрохимической и морфологической организации мозга) мышей разных инбредных линий следует учитывать при оценке эффектов искусственных "генноинженер-ных" мутаций. Целый ряд досадных ошибок в выборе "фоновой" линии заставил специалистов, работающих в этой области, провести подробный анализ данных и выработать рекомендации по предпочтительному, наиболее информативному использованию той или иной линии при мутационном вмешательстве в какую-либо из систем мозга.

8.6.5. ПАТОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ. МОДЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ ЧЕЛОВЕКА

8.6.5.1. СУДОРОЖНЫЕ СОСТОЯНИЯ.

Аудиогенная эпилепсия. Судороги, развивающиеся при действии сильного звука у лабораторных мышей и крыс, рассматриваются как модель эпилепсии человека и интенсивно исследуются в плане оценки роли генотипа в генезе этого явления.

У мышей чувствительность к звуку была впервые отмечена д-ром Студенцовым, работавшим в лаборатории И.П. Павлова. Серьезное изучение этого феномена у мышей началось только с 1947 г., когда у мышей линии *DBA/2* в определенный возрастной период (примерно с 15-го по 25-й дни жизни) обнаружили аудиогенные судороги, нередко с летальным исходом, связанным с остановкой дыхания.

В середине 40-х годов Л.В. Крушинский и Л.Н. Молодкина в МГУ путем селекции вывели линию белых лабораторных крыс, которые на сильный звук (около 100 децибелл над порогом слышимости человека) реагировали сначала мощным двигательным возбуждением, а затем клонико-тоническими и тоническими судорогами. Чувствительность к звуку имеют и беспородные крысы, и животные других линий (например, *Wag, August),* а также крысы популяции Вистар, однако среди них и двигательное возбуждение, и судороги встречаются, как правило, у небольшого процента животных. Крысы линии КМ, за редкими исключениями, обладают высокой чувствительностью к звуку. Известны также две другие линии чувствительных к звуку крыс: *GERP (genetic epilepcy response prone),* выведенные в Аризонском университете (США), которые различаются между собой по уровню этой чувствительности (Riegel et al., 1986).

Указанные линии крыс и мышей интенсивно исследуются как нейрохимиками, так и фармакологами. Установлено, что у чувствительных к звуку животных показатели состояния и ГАМК-ерги-ческой системы, и моноаминергических систем достоверно отличаются от нечувствительных. В эту патологию вовлечена также и хо-линергическая система мозга.

Данные литературных источников о генетическом определении чувствительности к звуку у мышей несколько различаются. В одной из наиболее известных работ американских исследователей Дж. ФуллераиР. Коллинза (Collins, Fuller, 1968) по скрещиванию чувствительной и нечувствительной к звуку линий – *DBA/2* и *C57BL/6J* соответственно – было показано, что этот признак определяется одним геном, локализованным на 12-й хромосоме и получившим название *asp (audiogenic seizure prone).* В настоящее время он называется *asp-1.* Вместе с тем данные, полученные на батарее рекомбинантных инбредных линий (см.: 8.6.6.3) с использованием чувствительной и нечувствительной родительских линий, показали, что признак детерминирован более чем одним геном. Второй ген, ответственный за этот признак, – *asp-2* – был локализован на 4-й хромосоме.

Изучение характера наследования повышенной чувствительности к звуку у крыс методом диаллельного скрещивания, который описан в разделе 8.6.6.2, показало, что данный признак имеет полигенную природу, действие генов аддитивно и гены, детерминирующие нечувствительность к звуку, доминируют. Чувствительность к звуку, характерная для крыс линии КМ, является почти полностью рецессивным признаком (Романова и др., 1975). В природных популяциях и в лабораторных линиях практически не встречаются животные, столь чувствительные к звуку, как крысы линии *КМ.* Вопрос о биологической роли аномальной чувствительности к звуку, точнее о его эволюционном генезе, не только не исследован, но практически никогда не поднимается.

У крыс и мышей, предрасположенных к аудиогенным припадкам, найдены также

эндокринные расстройства, нарушения водно-солевого обмена и метаболизма пиридоксина (Loscher, 1992). Показано, что у линии *GERP- 9* (см. выше) повышено количество ГАМК-ергических нейронов заднего двухолмия, причем, в отличие от резистентных к звуку животных, у чувствительных увеличено число мелких нейронов, а их средние размеры также меньше, чем у нечувствительных крыс. Эти нейроны аномальны по строению сомы и отростков, а количество их положительно коррелирует с тяжестью аудио-генного приступа (Daily et al., 1989).

Молекулярно-генетические исследования у грызунов с аудиоген-ными припадками немногочисленны. Недавно было показано, что у крыс линии *КМ* отсутствуют определенные гипервариабельные фрагменты ДНК (маркеры, свойственные резистентым лабораторным животным), которые, вероятно, отражают структурные изменения в геноме и связаны с проявлением аудиогенного приступа. Кроме того, у крыс этой линии сразу после припадка подавлена экспрессия быстрых генов раннего действия.

Аудиогенной чувствительности у мышей и крыс разных генотипов сопутствуют нарушения связывания и измененный синтез как возбуждающих аминокислот и ГАМК, так и изменение содержания (как правило, снижение) катехоламинов мозга (Loscher, 1992). У таких животных изменены мембранные процессы в нейронах и/или в глиальных клетках, у них имеются также региональные особенности морфологии мозга. Характер генетической архитектуры признака также неодинаков у разных линий (см. выше).

Признак "чувствительность к звуку" используется для исследования механизма развития судорожных состояний. Линии мышей и крыс, обладающие аудиогенной чувствительностью, служат моделями эпилепсии человека. Аудиогенная эпилепсия относится к категории патологических состояний, которые провоцируются внешней стимуляцией, иначе говоря рефлекторно. К этой группе патологии относится также так называемая "фотоэпилепсия" человека и некоторых животных и ряд других состояний (см. ниже). У человека практически не бывает аудиогенных судорог в том виде, в каком они обнаруживаются у грызунов. Описаны, однако, эпилептические припадки человека, которые провоцируются музыкой (Wieser et al., 1997). Это означает, что аудиогенная эпилепсия грызунов как модель заболевания человека имеет определенные недостатки. В тоже время легкость провокации судорог, четкость и воспроизводимость феномена, а также возможность проведения межлинейных сравнений на физиологическом, биохимическом и молекулярном уровнях делают исследование этого признака чрезвычайно популярным.

Другие виды рефлекторной эпилепсии. Генетически детерминированные судороги, возникающие в ответ на те или иные сенсорные воздействия, т.е. рефлекторно, описаны и у других видов животных.

Одна из сенегальских популяций павианов (*Papio papio)* насчитывает значительное число особей, у которых мелькающий свет провоцирует миоклонические судороги. Эти животные представляют собой единственную генетическую модель эпилепсии на приматах, поэтому ее значение трудно переоценить (Loscher, 1992).

У кур описана аутосомная рецессивная мутация, при которой различные сенсорные стимулы вызывают тонико-клонические судороги. Наиболее четко этот феномен проявляется при использовании мелькающего света. Интересно отметить, что у кур, как и у мышей и крыс, часть рефлекторного судорожного приступа заключается в интенсивной локомоции. Этот феномен специфичен для данных видов животных и для данного типа судорог, поскольку практически не встречается при химически вызванных судорогах и при судорогах, развивающихся в ответ на электрошок.

У монгольских песчанок *(Meriones unguiculatus),* содержавшихся в университете штата Техас, были обнаружены животные (примерно 27%), у которых судороги развивались в ответ на новую обстановку. В дальнейшем оказалось, что судороги развиваются в ответ на такие воздействия, как включение света и звука, потряхивание клетки и даже при взятии зверьков в руки. Частота их возникновения была выше у животных, полученных в результате специальной селекции, однако, как и при аудиогенной эпилепсии крыс и мышей, внешние воздействия могли сильно изменять их проявление. В настоящее время разработана методика провокации таких судорог дозированной струей воздуха, направленной на голову животного. Это позволило

добиться достаточно стабильного проявления судорог и успешно использовать модель для тестирования антиэпилептических препаратов (Loscher, 1992).

Спонтанно возникающие судороги. Эпилепсия собак как хроническое заболевание, проявляющееся в частых спонтанных судорогах, напоминает аналогичную болезнь человека и поэтому привлекает значительное внимание исследователей. Спонтанные эпилепти-формные судороги чаще встречаются у миниатюрных шнауцеров, бассетов, колли и коккер-спаниелей. Однако наиболее подвержены эпилепсии бигли, которые в связи с этим нередко используются в лабораториях. Этому способствует сходство и в развитии припадков у человека и собаки, и в характере влияния на них известных проти-восудорожных препаратов. В ряде случаев, однако, судороги, развивающиеся у собак, нельзя назвать спонтанными, поскольку они чаще всего случаются в состоянии сильного эмоционального возбуждения. Только у собак обнаружены так называемые "большие припадки" с клонально-тоническими судорогами, сходные с таковыми человека, что делает данную модель особенно ценной.

В одной из лабораторий города Страсбурга (Франция) было обнаружено, что у 30% крыс из популяции Вистар, получившей название *Wag/Rii,* возникали спонтанные судорожные состояния, более всего напоминавшие малые припадки, характерные для эпилепсии человека. Электрофизиологическое исследование подтвердило, что эти приступы действительно имеют эпилептическую природу (так называемые "абсансы"). Они остаются практически неохарактеризованными генетически, видимо, вследствие той же особенности признака – чрезвычайной зависимости от внешних условий, которая определяет их высокую вариабельность (Loscher, 1992).

Как говорилось выше, мыши с неврологической мутацией *tottering,* локализованной в 8-й хромосоме, также характеризуются спонтанно возникающими судорогами и типичными для эпилепсии изменениями ЭЭГ. Для этой мутации характерны изменения в норадренергической иннервации ряда отделов мозга. Это моногенный дефект, при котором теоретически возможно проследить генез мозговых аномалий, вызывающих судороги. Участие норадренергичес-кой системы в генезе патологической картины при этой мутации, возможно, опосредовано системой гликогенолиза. Вследствие нарушения обмена углеводов у мышей этой линии формируется избыточное число мозговых глюкорецепторов, вслед за чем изменяется и число адренорецепторов.

Нарколепсия. Это заболевание проявляется у человека (с частотой 0,02–0,09% в большинстве обследованных популяций) в виде аномальной сонливости в дневные часы, нарушений фазы ночного сна с быстрыми движениями глаз (БДГ-сон) и катаплексии (резкого падения мышечного тонуса в ответ на средовые стимулы).

В начале 70-х годов две группы исследователей независимо описали подобную аномалию у собак – пуделей и биглей. В их потомстве, однако, заболевание не проявлялось. Позднее этот же признак, четко передающийся генетически, был описан у доберман-пинчеров и лабрадоров. Такие линии собак в настоящее время поддерживаются и исследуются как модель заболевания человека. В указанных линиях собак нарколепсия передается как аутосомный рецессивный признак с полной пенетрантностью (Mignot et al., 1992).

Электроэнцефалографические обследования собак-нарколептиков выявили у них нарушения характерной для сна электрической активности, которые свойственны нарколепсии человека. Для мутантных особей наиболее характерными были приступы катаплексии, причем они провоцировались главным образом эмоционально положительными стимулами – перспективой игры, получением пищи, половым возбуждением. Приступ представляет собой быстро развивающуюся потерю тонуса мускулатуры, поддерживающей позу, при полном выключении моно- и полисинаптических спинномозговых рефлексов. Помимо катаплексии у собак этих линий иногда наступали короткие эпизоды дневного сна, также индуцированные предъявлением пищи.

Несмотря на значительную индивидуальную изменчивость тяжести симптомов, возраста начала заболевания, его течения, в картине нарколепсии выявляются и межпородные различия . У пуделей она начинается в более позднем возрасте и протекает тяжелее, чем у доберманов и лабрадоров. Авторы полагают, что разнообразие клинических проявлений нарколепсии собак

определяется сложным характером нарушений, лежащих в ее основе.

Нейрофизиологическое исследование мозга собак с нарколепсией показало, что в регуляции катаплексических приступов участвует по меньшей мере две мозговые системы – холинергаческая система моста (интерпедункулярное ядро – ретикулярные ядра моста) и система нейронов голубого пятна, проецирующихся на нейроны моста и миндалевидного комплекса. Нейроны миндалины в свою этом обнаруживается генетическая изменчивость поведения и физиологических реакций.

Практически все экспериментальные исследования поведения в связи со стресс-реактивностью – это работы, в которых анализируется достаточно быстрая физиологическая реакция организма на изменение внешней обстановки (помещение в "открытое поле") и/или на болевое воздействие.

Обычно предполагается, что такие воздействия бывают "умеренно стрессирующими". Более сильные воздействия – это иммобилизация, эфирный наркоз, удары тока, в особенности повторяющиеся, избежать которых животное не может. Временная шкала, в которой развиваются подобные ответные реакции, – это десятки секунд или минуты. Такие реакции представляют собой "нормальный" физиологический процесс, в отличие от классического адаптационного синдрома в том виде, в каком он был описан его первооткрывателем Г. Селье (1960; 1972). В связи с этим вопрос о возможном параллелизме в закономерностях развития физиологически нормальной или "естественной" стресс-реакции и патологического процесса "стресса" с его фазами активации, стабилизации и истощения еще надлежит внимательно проанализировать. Очевидно, что "физиологический" стресс встречается у животных в обычных условиях, тогда как "патологический" стресс – порождение физиологического эксперимента, в котором исследователь стремится воспроизвести на животных условия, воздействующие на человека в его часто аномальной среде обитания. Некоторой аналогией стресса в понимании Селье, по нашему мнению, являются аномальные состояния, которые развиваются у крыс при содержании их в замкнутом пространстве при неограниченном размножении и перенаселении (знаменитая работа Дж. Колхауна, Calhoun, 1962; см: 5.5.1). Следует подчеркнуть, что эти явления характерны не для естественной, а для искусственной среды обитания.

Первым и наиболее важным физиологическим ответом на действие стрессирующего фактора является активация оси "гипоталамус–гипофиз–надпочечники". На основании современных знаний представляется следующий путь такой активации: неблагоприятные для организма стимулы ведут к активации паравентрикулярных ядер гипоталамуса, вследствие чего нейроны этой структуры выделяют кортикотропин-рилизинг-фактор – кортиколиберин. Кортиколи-берин попадает в воротную сосудистую систему, орошающую переднюю долю гипофиза. Ответом передней доли гипофиза является секреция бета-эндорфинов и АКТГ, причем последний запускает в коре надпочечников реакцию секреции глюкокортикоидов. Глкжо-кортикоиды (это кортикостерон у мыши и крысы, кортизол – у человека, обезьян и собаки), помимо выполнения своих основных физиологических функций, участвуют также в регуляции уровня АКТГ в крови, воздействуя по механизму отрицательной обратной связи на гипофиз, а также на структуры гипоталамического уровня (и структуры, лежащие более "высоко"), т.е. на функцию всех участков оси "гипоталамус-гипофиз-надпочечники". Воздействие на организм стрессового фактора активирует, к тому же, и симпатическую нервную систему, в результате чего и в ЦНС, и на периферии выделяются адреналин и норадреналин.

Исследование процессов, сопровождающих активацию данной "оси", можно проводить на метаболическом уровне, а также на уровне поведения животного. Рост уровня глюкокортикоидов усиливает использование глюкозы, липолиз, глюконеогенез и снижает уровень белкового синтеза.

Рост концентрации катехоламинов увеличивает частоту биения сердца и повышает давление крови, что способствует улучшению питания тканей и снабжения их кислородом. Физиологический ответ на стрессор выражается и в общей активации поведения. При этом можно наблюдать одну из трех видов реакций: драку, бегство или реакцию застывания или

затаивания (freezing).

Считается, что каждое из этих состояний связано с преимущественным вовлечением разных нервных структур, а также разных гормональных систем.

Физиологические, эндокринные и нейрохимические особенности реакций на умеренные по силе стрессоры и их генетический контроль достаточно успешно исследуются в опытах на селектированных и инбредных линиях лабораторных грызунов (см.: Gray, 1987; Полетаева, Романова, 1990; Driscoll, 1992; см. также: 8.6.3.2).

В генетических исследованиях поведения считается очень продуктивным анализ и эмоциональной реактивности животных.

В первой работе, связанной с применением генетического подхода к исследованию эмоциональной реактивности животных, английский исследователь П. Бродхерст(1975) показал, что этот признак в большой части случаев находится в обратной зависимости от уровня двигательной активности животных, однако это соотношение далеко не всегда выполняется (в частности, в связи с тем, что у некоторых животных состояние страха вызывает не подавление активности, а бегство). Более того, физиологические исследования показали, что количество реакций дефекации (а значит, и эмоциональная реактивность) более четко коррелирует с повышением уровня корти-костерона в плазме крови (т.е. с показателями стресс-реакции), чем уровень двигательной активности.

Римские линии крыс *(RHA, RL4).* Как упоминалось выше (см.: 8.6.3.2), эти линии были селектированы на быстрое и медленное формирование реакции активного избегания болевого стимула – удара электрического тока через пол в челночной камере. В физиологических показателях и поведении крыс *RHA* и *RLA* были обнаружены многочисленные различия.

Напомним, что данные этологического анализа реакции активного избегания позволяют предполагать, что линия *RLA* отвечает на болевой стимул реакцией застывания (что делает их "плохо избегающими"), а *RHA* – хорошо избегают удара тока, так как для них характерна реакция на боль в виде бегства.

Вызванное состоянием умеренного стресса повышение в плазме крови уровней кортикостерона, АКТГ и пролактина, а также количества актов дефекации были выше у линии *RLA* со слабой способностью к избеганию тока. В то же время при действии сильных стрессоров, таких как эфирный наркоз, удар тока и иммобилизация, межлинейные различия у "римских" крыс были выражены слабо.

У линии *RLA* фоновый уровень АКТГ был ниже, а кортикостерона выше, чем у *RHA.*

Таким образом, по крайней мере частично межлинейные различия в поведении можно объяснить различиями в гормональной активности оси гипофиз-надпочечники, возникшими как ответ на отбор. Интересно отметить, что детеныши крыс этих линий не различаются по гормональному фону и реакциям на стрессоры вплоть до прекращения материнского вскармливания, т.е. до возраста 21 fleHb(Walkei et al., 1992).

Maudsley Reactive (MR), Maudsley Nonreactive (MNR) линии крыс (см. также: 8.6.3.2), селектированные на высокий и низкий уровни эмоциональности, мало изучены в аспекте развития у них реакций на стрессоры. Известно, однако, что у *MR* фоновый уровень давления крови и частоты сердечных сокращений выше, чем у *MNR,* а в ответ на зрительные и слуховые стимулы у крыс *MR* учащение пульса сильнее, чем у *MNR.*

У сиракузских линий крыс *(SHA и SLA)* (см.: 8.6.3.2), которые, различаясь по скорости формирования реакции избегания, не различаются по уровню двигательной активности, эмоциональная реактивность в "открытом поле" была выше у *SLA,* т.е. у плохо обучающихся крыс. У этой же линии был ниже, чем у *SHA,* уровень глюкокортикоидов в плазме и выше вес надпочечников. Таким образом, у римских и сиракузских пар линий, селектированных на разный уровень реакции избегания тока, а косвенно – на разный тип реакции на боль, корреляции с другими признаками поведения – двигательной активностью и эмоциональной реактивностью – оказались разными. Это заставляет относиться к данным по корреляции признаков поведения с большой осторожностью.

Исследование стресс-реактивности линий *KHA* и *KLA* (см.: 8.6.3.2), также созданных путем искусственного отбора на высокую и низкую способность к обучению реакции активного

избегания, позволило выявить принципиально разные способы реагирования (две стратегии поведения) этих животных на стрессор (Жуков, 1997).

Генетические исследования социального стресса на мышах. Популяции диких мышей состоят из замкнутых "демов" – небольших групп особей, в состав которых входят доминант, несколько самок и подчиненных самцов. Попадание на территорию дема чужака вызывает агрессивную реакцию доминанта (см.: 5.5.1).

Роль генотипа в формировании социального доминирования была впервые исследована в работе Дж. Маклерна и Дж. Дефриза в 1972 г. (см.: McClearn, DeFries, 1972). Их опыты по созданию искусственных популяций лабораторных мышей разных генотипов показали, что и доминантное положение самца, и его последующий успех в размножении четко зависят от генотипа (см.: Эрман и Пар-сонс, 1984). Самцы линий *A* и *BALB/c* чаще занимали доминирующее положение, линия *C57BL/6J* – промежуточное, а самцы *DBA/2J* наиболее часто были подчиненными особями. Доминантный самец оказывался отцом 90% всех потомков.

Сходные данные были получены в работах Е.В. Науменко и его сотрудниками в Институте цитологии и генетики СОАН СССР в Новосибирске, проанализировавших состояние оси "гипоталамус-гипофиз–надпочечники" при объединении самцов-мышей разных линий в искусственные группы-популяции. Помимо того что способность к победе в агрессивных столкновениях оказалась различной у самцов исследованных линий, она была разной и в ходе установления доминантно-субординантных отношений. Когда они начинают активно формироваться, то у самцов, которые в дальнейшем будут доминантами, эта активность бывает повышенной. Сустановлением иерархии более высокая активность системы бывает у подчиненных особей (Науменко и др., 1983; Серова, Науменко, 1990). Изменения уровня кортикостерона в условиях хронического стресса у мышей, потерпевших поражения в столкновениях, также зависели от генотипа. На основании анализа межлинейных различий и особенностей показателей гормонального статуса у мышей-гибридов можно предполагать, что системы генетического контроля содержания кортикостерона в плазме в условиях физиологической нормы и при стрессе независимы друг от друга.

Данные Е.В. Науменко и его коллег получены на мышах-самцах, которые содержались в искусственных группах-популяциях. Встает вопрос, в какой степени процессы, выявленные в таких условиях у лабораторных мышей, помогают пониманию роли генотипа в особенностях социального поведения дикой формы домовой мыши? Считается, что численность грызунов в природе регулируется рядом факторов, причем важная роль при этом принадлежит внутрипопуляционным отношениям (Дэвис, Кристиан, 1977; Шилов, 1977; см. также: Дьюсбери, 1981; Эрман, Парсонс, 1984). Они, в свою очередь, очевидным образом связаны с плотностью популяции. Как следует из вышеизложенного, генотип относится к одному из факторов, определяющих особенности стресс-реакции на перенаселение.

сятся ко 2-му типу, характеризуются высоким стремлением к новизне, решительностью и оптимизмом. Больные 1-го типа более восприимчивы к попыткам психотерапевтического воздействия, а индивидуумы 2-го типа демонстрируют навязчиво-устойчивую алкогольную мотивацию. Для лечения больных алкоголизмом 1 -го типа в целом эффективно использование транквилизаторов и антидепрессантов, тогда как для больных 2-го типа эти вещества малоэффективны.

Подробные исследования нескольких пар линий крыс, селектированных на предпочтение растворов этанола, показали, что характер потребления спирта крысами линий *HAD1* и *HAD2*, выведенными на основе стока *N/Ni*, в большой степени напоминают особенности алкоголиков 1-го типа. От "парных" им линий *LAD1* и *LAD2* их отличают не только достоверно большие количества потребляемого спирта, но и некоторые особенности поведения, иные, чем у крыс других "алкогольных" линий. Сходство с алкоголизмом 1-го типа заключается в том, что потребление алкоголя у таких животных изначально невысокое и нестабильное, их поведение характеризуется осторожностью, а в тесте "вынужденного плавания" – пассивностью.

Линии *P* и *AA* (контрастные линиям *NP* и *ANA)*, выведенные на основе популяции Вистар, особенностями потребления спирта в большей степени напоминают алкоголиков 2-го типа. Их характеризует высокий и очень устойчивый начальный уровень потребления спирта, они более

активны в тесте "вынужденного плавания" и тревожность выражена незначительно. В тестах на исследовательское поведение и на способность активно избегать опасность крысы *АА* и *Р,* в сопоставлении с линиями *HAD1* и *HAD2*, отличались не только от "парных" им не пьющих спирт линий, но и друг от друга.

Таким образом, с большой долей уверенности можно говорить и о существовании различной генетической основы двух основных вариантов течения алкоголизма у человека.

Экспериментальное исследование отдельных симптомов алкоголизма. Другим подходом к экспериментальному исследованию генетических основ алкоголизма является подробное сравнение селектированных линий по особым чертам их поведения и последующий генетический анализ таких различий. В первой работе такого рода (см.: MacClern, DeFries, 1972) были установлены достоверные межлинейные различия в предпочтении растворов этанола мышами линий *C57BL/6J* и *DBA/2J.* Это послужило основанием для проведения дальнейших селекционных экспериментов.

В совокупности было создано более двадцати пар линий мышей и крыс, контрастных по поведению, связанному с потреблением алкоголя или с реакциями на его введение. Имеющиеся инбредные и селектированные линии позволяют исследовать отдельные группы признаков или симптомы алкоголизма. Таким образом, сложная картина симптомов алкоголизма в ряде генетических моделей может быть "расчленена" на более простые единицы. Это дает возможность оценивать роль фармакологических агентов в коррекции отдельных аномалий, связанных с приемом алкоголя.

Попытки селекции линий мышей и крыс, достоверно различающихся по степени предпочтения алкоголя, были в большинстве случаев успешными. Существование генетической основы в предрасположенности к развитию алкоголизма можно было считать доказанным. Следующей задачей стало выявление и картирование генетических элементов, определяющих сложный комплекс аномального поведения при алкоголизме: влечение, абстиненция, токсические реакции.

Ниже мы охарактеризуем некоторые из наиболее популярных генетических моделей, использующихся для исследования разных симптомов алкоголизма и для картирования ответственных за них генов.

Потребление больших количеств этанола, чувствительность к нему, и предпочтение алкоголя. Различия в предпочтении этанола инбред-ными линиями мышей *C57BL/6Jvi* /Щ/2/были обнаружены в 1959 году в работе Дж. Маклерна и его коллег (см.: McClern, DeFries, 1972). Эти линии были использованы для создания рекомбинант-ных инбредных линий (см.: 8.6.6.3), т.е. группы линий, в которых аллели *C57BL* и *DBA* были перекомбинированы. Их изучение в соединении с методом картирования *QTL* (локусов количественных признаков, см.: 8.6.6.4) позволило в настоящее время картировать три гена, которые участвуют соответственно в формировании толерантности к этанолу (хромосома 12), его предпочтении безалкогольным растворам (хромосома 1) и в развитии гипногенного эффекта этанола (хромосома 7).

Толерантность этанола и его токсические эффекты. Эти физиологические признаки также исследуются на специфических генетических моделях. В качестве показателей токсичности этанола используют, например, длительность его гипногенного эффекта, т.е. сна после приема определенной дозы этанола. В лаборатории американского исследователя Дж. Крэба были выведены линии мышей *LS (long sleep}* и *SS (short sleep)* (Crabbe et al., 1993; 1996), используемые в решении множественных проблем алкоголизма. С помощью метода *QTL* исследуется батарея рекомбинантных инбредных линий, полученных на основе скрещивания *LSvi SS.* Это позволяет локализовать гены, связанные с физиологическими различиями в реакции на этанол у мышей данных линий. Показано, что, по крайней мере частично, эти различия связаны с нейротензинерги-ческой системой мозга.

Мыши двух пар селектированных линий *(FAST и SLOW),* созданных путем отбора на различия в токсических эффектах этанола, т.е. на высокий и низкий уровни локомошш после его приема, отличались друг от друга и по уровню алкогольной мотивации, тестированной разными методами. **Устойчивость и чувствительность к гипотермическому эффекту**

после инъекции этанола также послужили контрастными признаками для селекции

мышей. Выведенные линии *HOT* и *COLD* достоверно различались по реакции на спирты с разной длиной молекулы и по чувствительности к большому спектру седативных препаратов (Crabbe et al., 1996).

Синдром отмены (приема алкоголя). Если животных, содержавшихся в атмосфере с высокой концентрацией паров этанола, помещали в обычные условия, когда попадание в организм этанола резко сокращалось, это вызывало различные патологические состояния, в частности вело к появлению судорог. В двух последовательно проведенных селекционных экспериментах было выведено по 2 пары линий мышей *(Withdrawal Seizure Prone – WSP, и Resistant – WSR).* В обоих случаях у мышей *WSP* отмена алкоголя вызывала появление судорог при взятии в руки. Мыши другой линии были устойчивы к отмене алкоголя. Генетический анализ этого феномена у межлинейных гибридов показал доминирование признака устойчивости к отмене алкоголя (Crabbe, Phillips, 1993).

Признаки, по которым можно было судить о чувствительности мышей указанных линий к этанолу и о толерантности к нему, у рекомбинантных линий распределялись по разному. Это означает, что явления, возникающие при отмене приема алкоголя, как и при его прямом влиянии на организм, связаны с разными системами генов.

При исследовании линий мышей и крыс, селектированных на разные признаки, связанные с действием алкоголя на организм, используются как гибридологический анализ и рекомбинантные ин-бредные линии, так и современные молекулярнобиологические подходы (метод картирования *QTL).*

Физиологическое изучение особенностей животных линий, контрастных по приверженности к приему спирта, по выраженности его токсических эффектов и синдрома отмены, дает импульс к поиску соответствующей патологии у человека. Поскольку существует возможность прямого картирования хотя бы части генов мыши, связанных с симптомами алкоголизма, это дает основание проводить прямое сопоставление с человеком. Как известно, в строении генома человека и мыши существует известный параллелизм (так называемая синтения), поэтому исследование генетических моделей алкоголизма на животных является залогом успехов в изучении предрасположенности человека к алкоголизму, а также его успешной профилактики и лечения.

8.6.5.5. БОЛЕЗНЬ АЛЬЦГЕЙМЕРА. Болезнь Альцгеймера – одна **из** наиболее распространенных форм старческого слабоумия, сопровождающаяся специфической картиной нейродегенеративных явлений.

Заболевание характеризуется отложением так называемого амилоидного белка в виде бляшек на аксонах нервных клеток и на стенках кровеносных сосудов. Определенные изменения происходят также в строении нейрофиламентов центральных нейронов.

Несмотря на огромное число исследований этого заболевания и несомненный прогресс в установлении детальной картины патологических изменений, последовательность развития событий при этом заболевании, точнее, причинно-следственные отношения между установленными симптомами, по-прежнему остаются неясными. Наряду с выраженными явлениями слабоумия и характерной потерей памяти у таких больных находят четкие патологические изменения строения мозговой ткани в ядрах основания переднего мозга – в гигантоклеточном ядре и ядре Мейнерта, откуда идут мощные холинергические проекции в новую кору.

Достаточно убедительно показано, что болезнь Альцгеймера имеет генетическую природу, о чем говорят, в частности, данные семейных исследований, а также молекулярнобиологические исследования последних лет (см. ниже). Белок *APP* (amyloid precursor protein) – нормальный компонент нервной системы, синтезирующийся в астроцитах. Ген, кодирующий его, локализован в 21-й хромосоме человека ив 16-й хромосоме мыши. Бета-амилоидный белок, из которого состоят бляшки, характерные для болезни Альцгеймера, есть результат аномального протеолиза /lW-белка.

Экспериментальными генетическими моделями, в которых частично воспроизводится картина нейродегенеративных изменений, характерных для этого заболевания, являются мыши-трисомики по 16-й хромосоме, а также трансгенные мыши с введенным в геном участком ДНК,

кодирующим ген *APP (см.:* следующий раздел).

8.6.5.6. ТРИСОМИЯ ПО 21-Й ХРОМОСОМЕ (СИНДРОМ ДАУНА). ОДНОЙ ИЗ очень распространенных наследственных болезней человека является так называемый синдром Дауна, как правило связанный с трисо-мией по 21-й хромосоме. Эта хромосома относится к группе самых мелких аутосом. Синдром Дауна встречается в среднем у одного из нескольких сот новорожденных. Заболевание характеризуется задержкой роста, умственной отсталостью, широким, плоским лицом, "монголоидным" разрезом глаз, рядом аномалий скелета, часто врожденным пороком сердца и предрасположенностью к лейкозам. Мозг больных меньше по размеру, в коре уменьшено число нейронов, а ветвление дендритов более слабое. С возрастом наблюдается ускоренное течение нейродегенеративных процессов в нейро-медиаторных системах коры и гиппокомпа, в холинергических проекциях ядер основания мозга, в соматостатинергических нейронах коры и в нейронах голубого пятна. У них сокращена продолжительность жизни: чаще умирают в возрасте до трех лет, смертность по-

участка 21-й хромосомы человека. К концу 1994 г. были получены трансгенные мыши, несущие дополнительные "дозы" гена суперок-сщщисмутазы *(SOD*-1), белка *S-IQQB,* гена *APPтл* ряда других, локализованных в критическом для синдрома Дауна участке 21-й хромосомы человека. У части таких трансгенных мышей были обнаружены четкие симптомы, сходные с теми, которые проявляются при болезни Дауна.

Таким образом, болезнь Дауна как сложнейший симптомоком-плекс, затрагивающий формирование многих органов и тканей человека, в том числе и мозга, можно в определенной степени воспроизвести на генетических моделях. Приведенный последним пример "генных" мутаций показывает, что можно добиться даже своеобразного "расчленения" этого синдрома на более простые компоненты.

8.6.5.7. ЛОМКАЯ ЛГ-ХРОМОСОМА. Это заболевание связано с аномалией А'-хромосомы. Оно было обнаружено, когда медики обратили внимание, что в психиатрических больницах число пациентов-мужчин с отставанием умственного развития на 30–50% превышает число женщин с подобной симптоматикой. Анализ родословных выявил, что в этих случаях, как правило, речь идет не о мутации одиночного гена, локализованного на А"-хромосоме (наподобие, например, гемофилии), а о принципиально другом явлении. В кариотипе большого числа таких больных-мужчин была обнаружена так называемая "ломкая А"-хромосома" (fragile ЛГ-chroraosorae). На цитологических препаратах это выглядело как сужение или перетяжка на дис-тальном конце длинного плеча А'-хромосомы, причем здесь часто имели место разрывы А'-хромосомы. Как только медицинские генетики научились отслеживать этот хромосомный дефект, стало ясно, что данное заболевание распространено очень широко: по частоте встречаемости оно оказалось вторым после трисомии 21 (синдрома Дауна).

В настоящее время неизвестны генетические аналоги этой болезни у животных. Однако нам представляется важным описать ее недавно обнаруженные особенности, поскольку они, по-видимому, достаточно универсальны и могут объяснить сложную картину наследования ряда психических болезней человека.

Очевидно, что больной-мужчина получает ломкую А'-хромосому от матери. Несмотря на то, что в части тканей матери аномальная по структуре А"-хромосома бывает активной (феномен Лайон, см.: Айала, Кайгер, 1988). Однако ни у матерей больных, ни у их родственниц (носителей такой А'-хромосомы) заметных отклонений в общем уровне умственного развития поначалу не видели. Однако при более тщательном обследовании большого числа семей с

ломкой А"-хромосомой были установлены сложные и достаточно уникальные отклонения.

При анализе родословных семей с синдромом ломкой ^-хромосомы, у некоторых лиц мужского пола были обнаружены цитогенети-ческие признаки заболевания (в строении А'-хромосомы), передава-шиеся их дочерям, хотя у них самих признаков психической патологии не было.

Сходные отклонения в "обязательности" передачи по наследству этой патологии свойственны и женщинам. Подобное явление обычно описывается как низкий уровень "пенетрантности" патологического признака (см.: 8.2.6). Забегая вперед, скажем, что в настоящее время оно получает объяснение как феномен предмутационного (потенциального) изменения ДНК*.

Прогресс в понимании патогенеза данного заболевания стал возможен с применением методов молекулярной генетики (Warren, Ashley, 1995). С помощью генетического и физического картирования, а также генетики соматических клеток в 1991 г. было определено положение данного локуса на А'-хромосоме и идентифицирована мутация, ответственная за данный синдром. Ген, получивший название *fragile X mental retardation 1 (FMR1),* вариабелен по длине: у разных индивидуумов последовательность этого гена включала разное число пар нуклеотидов. Нестабильность размера этого гена определялась вариабельностью длины только одного его участка, который относился не к структурной, а, видимо, к регуляторной части гена. Этот вариабельный участок гена *FMR1* состоял из необычно длинной последовательности повторов, состоящих из комбинации (триплета) *CGG (цитозин–гуанин–гуанин).* Число таких триплетов в обычной популяции человека обычно варьирует от б до 54 (в среднем – 30). Далее было показано, что в семьях, где есть больные с синдромом ломкой Х-хромосомы у мужчин-носителей и у их дочерей (у последних не отмечалось присущих этой болезни отклонений психики), число повторов триплета CGG, в гене *FMR1* варьирует в пределах 54–200, а у больных их число превышает 200, иногда достигая 1000 и более.

Таким образом, молекулярно-генетическое исследование синдрома ломкой А'-хромосомы обнаружило тесную ассоциацию тяжести клинических проявлений болезни и числа повторов триплета *CGG.* Другое проявление аномалии на молекулярном уровне – это измененный характер метилирования определенного участка данного гена, причем интенсивность нарушения также зависела от тяжести клинической симптоматики. Полагают, что данное нарушение ме тилирования впрямую связано с изменением (снижением) транскрипции гена *FMR1* (Warren, Ashley, 1995).

**** Премугация, или предмугационное (потенциальное) изменение – генетический феномен, связанный с тем. что лишь небольшая часть повреждений генома превращается затем в мутационные изменения. Большая часть их устраняется в процессе генетической репарации (см.: Фогель, Мотульский, 1990). Наиболее подробно изучены предмутационные изменения при воздействии на геном мутагенных факторов разной природы (Дубинин, 1978; Инге-Вечомов, 1989)***

Итак, существуют какие-то механизмы, посредством которых происходит превращение нормального гена, имеющего малое число повторов специфического триплета, в ген, который еще нормален по своим функциям, но уже легко может стать аномальным. Такая аномалия встречается у лиц-носителей без признаков болезни. Эта измененная последовательность затем преобразуется в такую, которая уже провоцирует функциональные нарушения и может считаться мутантной формой гена.

Итак, исследование синдрома ломкой Х-хромосомы позволило получить конкретную информацию о том, как может происходить превращение премутаций в истинные мутационные события.

8.6.5.8. ВЗГЛЯДЫ С.Н. ДАВИДЕНКОВА И СОВРЕМЕННАЯ КОНЦЕПЦИЯ ПРЕМУТАЦИЙ. Изложенные в предыдущем разделе сведения о молекулярном механизме сложного генетического дефекта – синдрома ломкой А'-хромосомы, были первыми в целой серии экспериментальных открытий молекулярных дефектов при наследственных болезнях

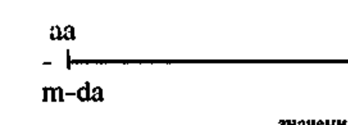


Рис. 8.24. Схематическое изобра
гена, имеющего два аллеля Па
между двумя гомозиготами; *ha*
гетерозиготного генотипа от то
родителей. В генетике количест
усиливающие аллели, которые не
da положительна по определению

человека.

Помимо синдрома ломкой Jf-хромосомы такие типы наследственной патологии, как спинальная или бульварная мышечная атрофия, миотоническая дистрофия, болезнь Гентингтона, спинальная и мозжечковая атаксия 1-го типа и денто-рубральная паллидо-льюисова атрофия также связаны с увеличением числа тринуклеотидных повторов. В настоящее время существует мнение о сходном молекулярном механизме проявлений маниакально-депрессивного психоза и шизофрении.

Причины сходства механизмов возникновения патологии при разных заболеваниях нервной системы пока не получили своего объяснения.

Открытие подобных молекулярно-генетических механизмов генеза патологии ЦНСзаставляет вспомнить представления отечественного невролога и психиатра С.Н. Давиденкова (см.: 2.5) об особенностях генетически детерминированной патологии человека.

Базируясь исключительно на данных клинических наблюдений, он пришел к выводу, что в широчайшем спектре психических аномалий человека следует различать две принципиально разные категории. Первая из них – это различающиеся по выраженности "вариации нормы", т.е. отклонения, которые могут считаться патологическими, но не обнаруживают признаков глубокого нарушения психики.

Принципиально иной оказывается другая категория – "истинно" патологические состояния, которые характеризуются яркой симптоматикой и не имеют реальной связи с вариациями нормальных черт поведения человека. Тонкий наблюдатель и блестящий клиницист, С.Н. Давиденков смог обратить внимание на принципиальное различие патологий этих двух типов. Нетрудно видеть, что его подразделение аномалий психики человека оказывается аналогичным описанным выше явлениям – существованию "уже аномальных" генотипов, в которых мутация не получила полного развития, и действительно мутантных генотипов, в которых дефект можно зафиксировать и на уровне фенотипа, и на молекулярногенетическом уровне.

8.6.6. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПРИЗНАКИ В ГЕНЕТИКЕ ПОВЕДЕНИЯ

8.6.6.1. НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ. Как уже упоминалось, огромное большинство признаков поведения характеризуется непрерывной изменчивостью, и подобные ряды нельзя подразделить на фенотипически дискретные классы. Такой характер фенотипичес-кой изменчивости можно объяснить одновременным действием большого числа генов в сочетании с фенотипическими отклонениями, которые вызываются влиянием средовых факторов.

В разделе, посвященном проблемам нейрогенеза (см.: 8.5.1), говорилось о компонентном составе фенотипической изменчивости в применении к проблеме относительной роли генотипа и среды при формировании признака. При оценке количественных признаков сформированного организма выступают сходные по структуре, но несколько иные по природе закономерности. Ниже будет дан их анализ.

Вклад генетической изменчивости в фенотипическую подразделяется на три части: аддитивные генетические эффекты, отклонения доминирования и эпистатические взаимодействия. Основная модель количественной генетики представлена на рис. 8.24.

Если мы возьмем инбредную линию, гомозиготную практически по всем локусам, поскольку она прошла много поколений братско-сестринских скрещиваний, то фенотипический признак, определяющийся большим числом генов, можно обозначить как $m + (d+) + (d-)$; где (</+) – суммарный эффект генов, представленных в данном фенотипе усиливающими аллелями; *(d-)* – то же для ослабляющих аллелей; параметр *m* – постоянная, которая отражает средние средовые эффекты, общие у двух сравниваемых линий, а также генетические эффекты для локу-сов, в которых сравниваемые линии имеют одинаковые аллели.

Различия в величине признака для двух инбредных линий будут выражаться как *2[(d+) +* (</-)]; эту величину мы будем обозначать для краткости как 2[d]. Точно также величина признака у гибрида первого поколения выразится как *m* + (А+) + (А-), далее обозначается как *m* +[А].

Отметим, что А – это суммарное, связанное с доминированием, отклонение для многих генов. Если эффекты этих генов противоположны по направлению, то [А] будет малым или

равным нулю, даже если доминирование имеет место. То же относится и к [и?]: даже когда у двух инбредных линий, несущих разные аллели в существенных для признака локусах, фенотип определяется аддитивными генетическими эффектами, межлинейные различия необязательно будут заметными. С другой стороны, у гибридов может возникнуть ситуация, когда две родительские линии имеют доминантные аллели, равно распределенные между ними. Тогда в случае направленного доминирования (т.е. когда все отклонения доминирования имеют одно направление) все гибриды будут обладать крайними значениями признака. Из-за этого фактическая величина [А] может оказаться больше, чем *[d]*. Это явление называется *гетерозис.*

Сложнее описать участие генотипа в определении изменчивости признака при эпистатических (т.е. межлокусных, или неаллельных) взаимодействиях. Этими терминами обозначают явления, когда эффекты разных генов не суммируются простым образом, а фенотипический эффект аллелей одного локуса зависит от генотипа другого локуса. Наиболее простой и известный пример эпистатического взаимодействия – это взаимодействие локусов, влияющих на окраску шерсти у мышей. Например, локус *b* определяет черный или коричневый цвет шерсти. Однако, если мыши гомозиготны по ло-кусу альбинизма с, то пигмент просто не образуется и никакие ал-лельные замены в локусе *Ь* ничего изменить не смогут. Эпистатические взаимодействия элементов полигенной системы настолько сложны, что ее точное описание невозможно. Для простоты описания обычно постулируется отсутствие значимых межаллельных взаимодействий. Более подробное знакомство с методами генетики количественных признаков помогает в оценке результатов генетических исследований признаков поведения и позволяет построить модели, которые описывают достаточно сложные генетические феномены, такие как, например, плейотропия.

Важным понятием в генетике количественных признаков является также наследуемость "в узком" и " в широком" смысле. Наследуемость в узком смысле определяют как долю всей фенотипической дисперсии, которая определяется генами с аддитивными эффектами. Наследуемость в широком смысле – это доля всей генетической изменчивости в фенотипической.

Из этих определений следует, что величина наследуемости зависит от генетических особенностей особей изучаемой популяции, от сре-довых условий, а также от степени точности, с которой определяется фенотип.

Можно кратко проанализировать случай, когда необходимо оценить корреляцию между двумя признаками, каждый из которых находится частично под контролем общих генов. Иными словами, в данном случае нас больше интересует ковариация между признаками, чем просто их изменчивость.

Фенотипическая коварианса двух признаков имеет генетическую и средовую составляющие. В свою очередь генетическая составляющая может быть подразделена на компоненты, связанные с аддитивным эффектом и с эффектом доминирования.

Если мы определили величины генетических коварианс и дисперсий (варианс), то вслед за этим можно вычислить генетическую корреляцию между признаками. Отметим, что подобные расчеты проводятся на основе математических моделей со значительным числом допущений (например, об отсутствии неравновесия при сцеплении см.: Айала, 1988). Если фенотипические корреляции между признаками могут оказаться следствием целого ряда случайностей и/или побочных эффектов, то генетические корреляции отражают реальное существование "общего пути" в формировании двух признаков, иными словами, реальное существование общих генов, которые детерминируют интересующие нас признаки.

Фенотипическая изменчивость есть не только сумма эффектов изменчивости генотипа и среды, она включает в себя также величину, связанную со взаимодействием этих факторов. На основе этого соотношения были разработаны методы оценки наследуемости, степени доминирования аллелей, а также так называемые многопараметрические статистические методы в применении к генетике количественных признаков (см.: Мазер, Джинкс, 1985; Crusio, 1992).

Для популяционной генетики, этологии и общей биологии генетика количественных признаков важна как способ оценки так называемой "генетической архитектуры признака". При

анализе поведения животных исследователь, как говорилось выше, руководствуется одним из четырех основных вопросов, которые в наиболее четкой форме были сформулированы Тинбергеном (Tinbergen, 1963).

Два из них относятся к "непосредственным причинам" наличия данного признака в репертуаре поведения, т.е. к его нейрофизиологическим механизмам и/или его развитию в онтогенезе, два других касаются: один – функциональной значимости признака в настоящий момент, т.е. его адаптивной роли, а другой – его роли в процессе эволюции вида, т.е. в филогенетическом аспекте. Два вопроса "функциональной" группы часто называют анализом причин (causation) данного поведения в филогенетическом и феногенети-ческом аспектах. Генетическую архитектуру признака поведения также можно рассмотреть с этих позиций.

Филогенетический аспект. Как правило, для подобного анализа необходима информация о составе генетической изменчивости. В соответствии с генетической теорией естественного отбора (Fisher, 1958; Айала, 1988) отбор на высокие величины какого-либо признака имеет результатом низкий уровень его аддитивной генетической изменчивости и большую величину генетической изменчивости, связанной с доминированием. Для подобных признаков величина наследуемости в узком смысле бывает невысокой, в отличие от значительной наследуемости (в широком смысле).

В случае стабилизирующего отбора, т.е. отбора на средние значения признака, его генетическая архитектура будет характеризоваться большой величиной аддитивного компонента изменчивости (дисперсии) и либо отсутствием доминирования, либо двусторонним доминированием. Наследуемость в узком смысле будет в таких случаях высокой, а доминирование – относительно малым.

Оценка признака поведения в условиях лабораторных тестов зависит, как правило, от многих переменных (не имеющих, разумеется, экологической ценности). Они могут дать некую величину аддитивной изменчивости, что, однако, ни в какой мере не может быть индикатором какой бы то ни было адаптивной значимости признака (как это принято считать для "естественных" нелабораторных признаков).

В этом отношении интересны данные американского исследователя Н. Хендерсона (Henderson, 1978). Уровень двигательной активности 12-дневных мышат разных генотипов он оценивал в двух ситуациях: при помещении мышонка в установку "открытое поле", т.е. в типичном лабораторном тесте, и при "возвращении" вынутого из гнезда детеныша назад, в привычные комфортные условия. Оказалось, что аддитивная компонента дисперсии признака "уровень двигательной активности", т.е. быстроты перемешения животного, была высокой в первом, и низкой – во втором случае. Двигательная активность животного в разных условиях контролируется разными физиологическими механизмами. Возвращение мышонка в гнездо – реакция с четкой адаптивной функцией. Низкие величины аддитивного компонента дисперсии этого признака свидетельствуют о том, что формирование его в ходе эволюции происходило с отбором на крайние значения (большую скорость перемещения). В то же время "активность в открытом поле" (т.е. выполнение практически тех же движений, но, видимо, с иным мотивационным фоном) имеет другую генетическую архитектуру с большой величиной аддитивной компоненты дисперсии. Возможно, что последние результаты связаны с неадекватным характером теста "открытое поле" для детенышей столь раннего возраста.

В этом контексте следует упомянуть еще об одном понятии, которое часто используется при обсуждении адаптивной и/или функциональной роли признака – о так называемой приспособленности организма, т.е. о его способности выжить и оставить способное к размножению потомство.

Признаки, имеющие высокую величину компоненты доминирования в величине общей генетической дисперсии, связаны с приспособленностью.

Естественный отбор благоприятствовал сохранению особей с наибольшими величинами такого признака. В то же время затруднительно делать подобные выводы о признаках с двусторонним доминированием, т.е. о тех, у которых предположительно был отбор на средние значения. В таких случаях наиболее благоприятными для выживания могли оказаться средние значения признака. Очевидно, что разделение признаков, влияющих и не влияющих на

приспособленность, достаточно условно, поскольку базируется на результатах вычислений с целым рядом допущений.

Феногенетический аспект. Этот подход мы обозначили выше как путь "от гена к признаку". В его рамках проводятся исследования корреляций между поведением и физиологическими, нейроанато-мическими и нейрохимическими переменными, которые могут пролить свет на происхождение этих связей (см.: 8.6.7.2).

Метод выявления генетических корреляций позволяет обнаружить совместное варьирование генетических эффектов. Такие корреляции выражают либо плейотропные эффекты (см.: 8.2.2), либо так называемое неравновесие, или неравновесность, по сцеплению" (linkage disequilibria; см.: Айала, Кайгер. 1988). Если для анализа генетических корреляций выбирать неродственные между собой группы, например инбредные линии разного происхождения, то вероятность неравновесности по сцеплению будет невелика, поскольку, если у них и существуют "коадаптированные локусы", у гибридов они не сохранятся. В этом случае генетическая корреляция, между двумя признаками будет свидетельствовать о том, что, по меньшей мере, часть пути "от гена к признаку" для этих двух признаков оказывается общей.

Это делает достаточно высокой вероятность существования между ними функциональной связи. Напомним, что наличие фенотипической корреляции между признаками еще не может быть указанием на общность их генетической детерминации (см.: 8.6.1). Корреляционные решетки, полученные для величин генетических корреляций, можно далее анализировать с использованием стандартных многопараметрических методов, например факторного анализа.

**** Термином "неравновесие по сцеплению" называют явление, когда какое-то сочетание аллелей двух разных локусов дает более "приспособленный" фенотип, чем сочетание других аллелей этих же локусов. На практике это может означать неслучайную ассоциацию признаков в данном генотипе, причем это не связано с общими физиологическими механизмами их реализации.***

Конкретные методы оценки состава генетической изменчивости и величин наследуемости достаточно многочисленны, и рассмотреть их здесь не представляется возможным (см.: Эрман и Парсонс, 1984; Мазер, Джинкс, 198S). Наряду с определением регрессии родители–потомки, а также селекции линий на разные величины признака, в генетике поведения большое распространение получили методы анализа инбредных линий. Один из таких методов – так называемое диаллельное скрещивание.

8.б.б.2. МЕТОД ДИАЛЛЕЛЬНОГО СКРЕЩИВАНИЯ. Это один из наиболее употребительных приемов генетического анализа при исследовании генетической детерминации признаков поведения. Суть его заключается в оценке средних величин признака и их дисперсии у животных нескольких (минимум трех) инбредных линий, а также гибридов всех возможных сочетаний. В результате такого скрещивания получается p^2 групп, различающихся по генотипам, где р – число исходных линий. На животных в соответствующем возрасте измеряют интересующие нас признаки. Очевидно, что условия содержания таких животных должны быть идентичными. Кроме того, непременное условие диаллельных экспериментов – это применение методов рандомизированных блоков: каждый вариант скрещивания должен быть осуществлен как минимум дважды.

Диаллельный анализ – это вариант дисперсионного анализа, правила которого изложены в специальных руководствах (см.: Heyman, 1954; Турбин и др., 1974). В зависимости от задачи, стоящей перед исследователями, для диаллельного анализа можно применять разные теоретические модели. В любом случае результатом проведения подобного исследования бывает получение величин компонент дисперсии, а также величин, характеризующих уровни ковариации признаков у разных генетических групп, участвующих в эксперименте.

Первое исследование такого рода провели при скрещивании шести инбредных линий крыс, проанализировав уровни дефекации и двигательной активности в "открытом поле". Для уровня дефекации наследуемость в узком смысле (см.: 8.6.6.1) оказалась равной 0,62, а для уровня двигательной активности (оценивалась по числу пересеченных квадратов) – 0,59. Это означает, что в условиях лабораторного тестирования в установке "открытое поле" аддитивная компонента дисперсии для этих признаков достаточно велика (Бродхерст, 1975).

Ряд примеров использования данного метода в работах по генетике поведения дрозофилы можно найти в книге Эрман и Парсонса (1984).

Метод диаллельного скрещивания имеет ряд преимуществ по сравнению с классическим

генетическим анализом. Первое из них состоит в том, что проведение такого эксперимента занимает меньше времени, поскольку можно ограничиться исследованием признака у первого поколения гибридов. Группа (популяция) исследуемых животных позволяет измерять нужный признак и у родительских генотипов – инбредных линий, и у их потомков-гибридов, что бывает очень важно при исследовании признаков поведения, которые зависят от сезона, температуры, особенностей питания и других факторов. Третье преимущество заключается в том, что потомки диаллельного скрещивания представляют собой популяцию с известным генетическим составом, которая может служить для оценки генетических (и микроэволюционных) эффектов тех или иных экологических факторов. П.М. Бородин (1981) дал краткое описание статистических методов анализа диаллельных экспериментов, а также интерпретировал его результаты.

Помимо данных о характере генетической изменчивости признака поведения, результаты диаллельного эксперимента иногда дают информацию, существенную для понимания физиологических процессов, лежащих в основе этого признака. Обратимся вновь к психофизиологическим особенностям условной реакции избегания у крыс и мышей в челночной камере, когда животные вынуждены возвращаться в отсек, где они только что получили болевое раздражение (см.: 8.6.3.2). По данным диаллельного скрещивания, проведенного Дж. Вилкоком и Д. Фалкером, т.е. при сопоставлении генетической изменчивости показателей обучения у родительских линий и соответствующих гибридных животных, картина оказалась сложной. Низкий уровень выполнения реакции избегания на первых этапах эксперимента имел доминантное наследование (см.: Вилкок, 1975). Иными словами, аллели, определяющие замедленную двигательную реакцию животного в ответ на боль в первые дни обучения, были доминантными. На более поздних этапах выработки условной реакции доминантное наследование обнаруживается у аллелей, определяющих высокую частоту выполнения навыка. В то же время следует отметить, что у животных некоторых исследованных генотипов имелись аллели, определявшие быструю реакцию уже в первые дни обучения.

Итак, казалось бы, внешне (фенотипически) один и тот же признак поведения – выполнение реакции избегания в челночной камере – на разных стадиях обучения находится под генетическим контролем разных систем, или, другими словами, на разных этапах выработки этой реакции задействованы разные физиологические процессы. Именно этот вывод и сделали авторы, предположив существование двух физиологических систем, влияющих на признак в начальной и конечной стадии формирования реакции избегания, генетический контроль которых осуществляется независимо.

Авторы этого исследования полагали, что генетическое разнообразие в частоте выполнения реакции на первой стадии обучения, по-видимому, связано с изменчивостью порогов реакций животных на болевую стимуляцию (затаивания или бегства), где доминантной была тенденция к затаиванию. По мере формирования ассоциативной связи в ходе повторения сочетаний условного и безусловного раздражителей ситуация меняется, и генетическое разнообразие по измеряемому признаку теперь уже связано с изменчивостью в скорости формирования условной связи и/или в выполнении навыка (т.е., видимо, с изменчивостью собственно способности к обучению).

8.6.6.3. МЕТОД РЕКОМБИНАнтных инвРЕДНых линий. Исследование генетических закономерностей наследования количественных признаков в селекционных экспериментах и при сравнении инбредных линий обеспечивает как бы базис для оценки наследования сложных признаков поведения. Эти методы не могут ответить на вопрос о числе генов, обеспечивающих генетическую изменчивость по данному признаку и, тем более, об их локализации.

Метод рекомбинантных инбредных линий (РИЛ), разработанный Н. Бейли еще в 70-е годы (ВаИу, 1971), в целом ряде случаев позволяет выявить участие небольшого числа "главных" генов (т.е. генов, которые обеспечивают наибольший вклад в изменчивость данного полигенного признака), а также дать информацию об их локализации на хромосоме.

Рекомбинантные инбредные линии не следует путать с линиями коизогенными (идентичными по генотипу, за исключением некоего локуса, в котором произошла мутация) и

линиями конгенными (идентичными по генотипу за исключением некоего локуса с геном-маркером, введенным в генотип специальными скрещиваниями), которые были кратко описаны выше (см.: 8.6.4.1).

РИЛ получают на основе популяции гибридов второго поколения, в свою очередь полученных от скрещивания гибридов первого поколения двух инбредных линий, контрастных по изучаемому признаку. Инбредные линии, как известно, гомозиготны по всем локу-сам. Гибриды первого поколения двух неродственных между собой инбредных линий гетерозиготны по всем аллелям, а все особи генетически идентичны друг другу. У гибридов второго поколения происходит расщепление (1:2:1) по каждому гену. Путем инбридинга (братско-сестринского скрещивания), начатого с особей-гибридов второго поколения и осуществляющегося в течение обычно 10–12 поколений, получают серию новых инбредных линий, гомозиготных по всем локусам. Это и есть рекомбинантные инбредные линии. Каждая из них представляет собой "зафиксированный" в гомозиготном состоянии один из вариантов расщепления признаков, т.е. результат серии событий расщепления и рекомбинации при формировании гибридов второго поколения.

Если про обычные инбредные линии можно сказать, что каждая из них представляет собой некий гомозиготный генотип, повторенный неограниченное число раз, то каждая из РИЛ данной серии – это также воспроизведенный многократно и зафиксированный в гомозиготной форме вариант перекомбинации аллелей двух линий в том виде, как это произошло у гибридов второго поколения. При этом, поскольку внутри каждой линии все животные идентичны друг другу генетически, линии можно сравнивать как между собой, так и с родительскими линиями.

В случаях, когда взятые в исследование исходные инбредные линии различаются по аллелям какого-то интересующего нас гена, половина новых линий будет гомозиготна по одному его аллелю (от родителя *А), а* вторая половина – по другому аллелю (от родителя *В}.* Ясно, что в этом случае мы можем обнаружить две группы (два "кластера") новых линий. Если эти кластеры по значению интересующего нас признака не перекрываются между собой, это четко свидетельствует о его моногенном наследовании, а именно такие случаи можно анализировать далее методом РИЛ. И наоборот, если у набора РИЛ обнаруживается непрерывное распределение значений признака, это свидетельствует о полигенном характере наследования. В последнее время разработан метод, позволяющий анализировать и такие случаи. Это метод картирования *QTL* (см.: 8.6.6.4).

В случаях, когда данная группа РИЛ, тестированная на проявление интересующего нас признака, показывает бимодальное распределение его величин, т.е. если признак имеет моногенное наследование, вступает в действие следующая процедура. Характер распределения значений изучаемого признака в нашей группе РИЛ (в англоязычной литературе это – *strain distribution pattern, SDP),* сопоставляется с *SDP* других признаков, которые контролируются уже ранее картированными генами, т.е. генами, чья локализация на хромосомах известна (часто это гены тканевой совместимости), и которые в данном случае выполняют роль маркеров.

Если такие *SDP* совпадают, имеются основания говорить о локализации гена, ответственного за формирование интересующего нас признака достаточно близко к маркеру. Близкое расположение этих двух генов предполагается потому, что в ходе гибридизации и последующего инбридинга хромосомы претерпевают несколько крос-синговеров, и сходное распределение двух генов – сходные SDP- могут обнаружиться только при близком их топографическом расположении.

В пионерской работе Д. Бейли (Bailey, 1971) описывался метод создания РИЛ на основе линий *BALB/c* и *C57BL/6* (серия *Cx£).* В

8.6.7. СТРОЕНИЕ МОЗГА И ДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ

8.6.7.1. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МАССЫ МОЗГА. Внутривидовая изменчивость строения мозга затрагивает его абсолютный размер, относительную величину, а также количественную изменчивость отдельных мозговых образований. Показано, что у мышей гетерогенных популяций и у представителей инбредных линий абсолютные и относительные размеры мозга сильно варьируют. Так, например, у линии *DBA/2J* средняя масса мозга достаточно мала и сильно отличается от средней величины, полученной для всех

исследованных линий, а у линии *BALB/c* она наибольшая: соответственно 430 и 550 мг.

Оценки внутрилинейной и межлинейной изменчивости в ряду 25 инбредных линий позволили определить, что вариация веса мозга у мышей имеет генетическую компоненту. Это было подтверждено и в нескольких успешных экспериментах по селекции мышей на большую и малую массу мозга (Wimer et al., 1969; Попова и др., 1976; 1996; Fuller, 1989).

Остановимся несколько подробнее на одном из таких экспериме-тов, проведенном в лаборатории физиологии и генетики биологического факультета МГУ (Попова и др., 1977). Генетически гетерогенная популяция, на основе которой был начат селекционный эксперимент, была получена в результате скрещиваний в течение 4 поколений мышей нескольких инбредных линий *(CBA, DBA/2J, C57BL/6J, C57BR/cd, BALB/c* и *A/He).*

Отбор животных для получения каждого последующего поколения проводили на основе линии регрессии, построенной для двух скорре-лированных признаков – веса тела и веса мозга у взрослых особей.

Половину особей каждого помета забивали и определяли у них вес мозга и вес тела. Если большая часть точек (каждая из которых отражала данные по одному животному) попадала за пределы доверительного интервала при данном весе мозга, то остальных мышат этого помета брали на скрещивание для получения следующего поколения линий, соответственно с большим или малым весом мозга. В тех случаях, когда у мышей одного помета значения веса мозга группировались вблизи линии регрессии или имели значительный разброс, весь помет из дальнейшей селекции исключался. Во всех последующих поколениях селекции линию регрессии рассчитывали отдельно для каждой линии.

Межлинейные различия в весе мозга во всех селекционных экспериментах были достоверны, их абсолютная величина составляла 70– 90 мг, т.е. примерно 15–20% от среднего веса мозга. Отметим, что при подобной селекции отмечались также и скоррелированные изменения в весе тела, но, поскольку критерии отбора были основаны не на абсолютных величинах, а на положении соответствующих точек на линии регрессии, различия оставались незначительными и сопоставимыми по величине с естественными вариациями признака.

Какие же изменения в строении и функции мозга вызывает подобная селекция? На основании нескольких селекционных экспериментов можно считать установленным, что мыши, селектированные на большой вес мозга, обладают более высокой способностью к обучению. Эти различия были обнаружены при обучении животных на основе пищевой мотивации, а также при выработке реакции избегания удара электрического тока.

Более высокую обучаемость мышей с большим весом мозга, таким образом, нельзя объяснить случайной ассоциацией генетических факторов, возникшей в ходе искусственного отбора, поскольку данный эффект наблюдался в разных парах селектированных линий. Темпы созревания рефлексов в раннем онтогенезе также имели устойчивые различия: мышата из линий с малым весом мозга развивались быстрее (Попова, 1986). Возможно, что более высокая способность к обучению как проявление большей пластичности ЦН С может оказаться скоррелированной с более медленными темпами созревания нервных клеток и межклеточных контактов.

Иными словами, оба эти свойства мозга могут находиться под влиянием каких-то сходных факторов, выраженность которых у мышей, селектированных на большой вес мозга, оказывается устойчиво более высокой.

Еще одним устойчивым различием, проявившимся по крайней мере в двух селекционных экспериментах, была более высокая судорожная готовность мышей, селектированных на малый вес мозга. Как при судорогах, вызываемых ударом тока, так и при судорогах, спровоцированных фармакологическими агентами – пентилентет-разолом и стрихнином, мыши с малым весом мозга были достоверно более чувствительными (см.: Богданов и др. 1994). Причины этого феномена остаются неясными, а их исследование может быть важным для выявления генетического контроля эпилептогснеза в целом (см.: 8.6.5.1).

Морфологические и цитоархитектонические исследования различий между данными линиями в эксперименте Н.В. Поповой выявили одно чрезвычайно интересное обстоятельство. У мышей, селектированных на большой вес мозга, площади новой, старой и древней коры были

больше, а новая кора отличалась особым типом "упаковки" клеточных элементов. У мышей с большим весом мозга корковые клетки располагаются в виде более плотных скоплений, разделенных пространствами с реже расположенными клетками. Возможно, что эта особенность строения мозга мышей, селектированных на его большой вес, каким-то образом связана с их более низкой подверженностью судорогам, о которой говорилось выше (Попова и др., 1983).

8.6.7.2. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЛОЩАДИ *ПРМРПОЛЯ* САЗ ГИППОКАМПА. В 1971 г. была опубликована работа американских исследователей Р. и Ц. Ваймеров и Т. Родерика (Wimer et al., 1971), в которой они сопоставили способность мышей генетически гетерогенной популяции к обучению пассивной реакции избегания удара электрического тока (при единственном предъявлении) с размерами гиппокампа. Далее мозг этих животных исследовали методами морфометрии для определения объема гиппокампа. Оказалось, что чем больше был размер гиппокампа, тем эффективнее было пассивное избегание у данного животного. Таким образом, впервые была установлена достоверная положительная корреляция между изменчивостью этой структуры мозга и изменчивостью поведения.

Исследования в этом направлении были продолжены. Сопоставление нейрогистологических препаратов мозга большого числа линий и популяций мышей и крыс выявило межлинейные различия целого ряда отделов гиппокампа. Встал вопрос о реальном существовании связи между строением гипппокампа и поведением. Эти исследования были начаты в 70-х годах Х.-П. Липпом и соавт. (см.: Lipp et al., 1989). Первоначально для такого анализа была выбрана наиболее популярная в то время условная реакция избегания в челночной камере. Выше (см.: 8.6.3.2) упоминалось о недостатках данной методики. Индивидуальную изменчивость темпов обучения этой реакции исследователи рассматривали как зависимую переменную, тогда как в качестве независимой переменной взяли вариабельность площади терминального поля – зоны окончания мшистых волокон, аксонов гранулярных клеток зубчатой фасции гиппокампа на апикальных дендритах пирамидных нейронов поля *САЗ.* Мшистые волокна оканчиваются в пирамидном слое крупными синоптическими бляшками. Зоны окончаний формируют два четких синаптичес-ких поля, две области проекции. Одна из них располагается непосредственно над пирамидными нейронами поля *САЗ* и называется супрамирамидным слоем. Вторая, меньшая по объему, располагается ниже или внутри слоя пирамидных клеток. Эта область называется слоем интра- и инфрапирамидных мшистых волокон, *iipMF.* В дальнейшем были разработаны методики определения размеров этой области. На основе количественных данных по площадям данной области на серийных горизонтальных срезах мозга, окрашенных по методу Тимма (выявление цинксодержащих участков нейронов гиппокампа), можно определить объем всей структуры (Lipp, Wolfer, 1995).

В исследованиях Х.-П. Липпа и его коллег быстроту формирования навыка избегания удара электрического тока в челночной камере сопоставляли с размером именно этой изменчивой структуры мозга у животных разных генетических групп. Объектами с высоким уровнем генетической и фенотипической изменчивости размеров *iipMF* были селектированные линии крыс с четкими различиями поведения и инбредные линии мышей с разной скоростью обучения навыку избегания тока. Было проанализировано также и поведение гибридных животных, полученных от скрещивания линий, контрастных по изучаемым признакам. Кратко дадим результаты этой серии исследований (Lipp et al., 1989).

Селектированные линии крыс. Размер *iipMF* оценивали у двух линий крыс, селектированных на высокую и низкую способность к обучению избеганию в челночной камере – линии *Roman High (RHA),* и *Roman Low Avoidance (RLA)* (см.: 8.6.3.2).

Строение гиппокампа у этих линий различно. У *RHA* были толще поверхностный слой *moleculare-lacunosum* и слой базальных дендри-тов *stratum oriens.* У *RLA* была больше площадь обеих зон окончаний мшистых волокон. Иными словами, обнаруживалась отрицательная корреляция между площадью проекции мшистых волокон и способностью к обучению реакции избегания тока в челночной камере.

Таким образом, в результате селекции крыс по способности к обучению данной реакции в этих линиях произошли изменения морфологии гиппокампа. Следует помнить, что подобная

ассоциация признаков, возникшая в результате селекции, может быть случайной, т.е. эти признаки могут быть и не связанными друг с другом общей причиной. Выше (см.: 8.6.2) упоминалось, что, поскольку при селекции обычно используется малое число животных, может произойти случайное закрепление в линии того или иного сочетания несцепленных между собой аллелей. Чтобы выяснить, не является ли подобная корреляция случайной, необходимо либо повторить селекцию, либо провести дополнительный анализ связи обнаруженных феноменов на других объектах, либо проанализировать корреляцию признаков у гибридов "расщепляющихся" поколений *(F2, РЗи* др.).

Инбредные линии мышей. У 7 инбредных линий – *DBA/2, СЗН/Не, BALB/c, C57BL/C, NMRJ, ICR, SM/J* - также проанализировали корреляцию площади терминальных полей мшистых волокон и показателей поведения в челночной камере. Сильная и высокодостоверная отрицательная корреляция была выявлена между размером *iipMF* и обучаемостью: -0,92. Корреляций с размерами других структур гиппокампа не обнаружилось.

Рандомбредная популяция мышей. Итак, если такая корреляция действительно отражает причинную связь между размером данного синаптического поля и обучаемостью в челночной камере, то подобную связь можно найти и в генетически гетерогенной популяции животных, полученной в результате случайного скрещивания нескольких контрастных по этим признакам генотипов. Эксперименты это подтвердили: величина корреляции была -0,82.

Уже совокупность приведенных фактов позволила предположить существование причинной связи между особенностями строения гиппокампа и поведением, однако были получены и другие подтверждения такой ассоциации признаков.

Линии крыс *В, Н, ВЛи НЛ.* В Институте физиологии им. Павлова АН СССР к середине 70-х годов существовали две пары селектированных линий крыс. Первая пара линий *(В* и *Н)* была выведена с отбором на высокий и низкий пороги нервно-мышечной возбудимости, вторая *(ВЛ, НЛ,* или *КНА и KLA,* см.: 8.6.3.2) – на скорость образования условной реакции активного избегания в челночной камере. Оказалось, что у крыс линии НЛ площадь *iipMF* была выше, чем у контрастной линии. В то же время крысы, селектированные на разную величину порога нервно-мышечной возбудимости *(В* и *Н),* не различались по площади проекции, но обучались с разной скоростью: у крыс Я обучение шло успешнее. Этот результат, разумеется, не был неожиданным, поскольку такой сложный признак, как обучение избеганию удара тока может зависеть и от характеристик периферической нервной системы.

Крысы, селектированные на разную частоту самостимуляции. Исследование 2 пар таких линий показало, что они различаются по размеру *iipMF* и по уровню реакции избегания, и эти признаки также оказались скореллированными.

Мыши инбредных линий. Генетический анализ. Ранее было показано, что инбредные линии мышей *DBA/2* и *СЗН* контрастны и по величине *iipMF,* и по способности к обучению избеганию. В специальном эксперименте были получены гибриды второго поколения от скрещивания этих линий и проанализированы индивидуальные корреляции все тех же двух признаков. Высокая отрицательная корреляция размера площади проекции *ПрМРтл* успеха обучения в челночной камере была обнаружена и в этом исследовании.

Мыши инбредных линий. Диаллельное скрещивание. Как рассматривалось выше (см.: 8.6.6.2), в таком эксперименте анализируют признаки у гибридов первого поколения от скрещивания животных нескольких генотипов. При этом изменчивость признака внутри группы (т.е. между особями с идентичным генотипом) связана с влиянием средовых факторов, тогда как межгрупповые различия определяются еще и генетической изменчивостью.

Анализ изменчивости процесса обучения у гибридов от диаллель-ного скрещивания пяти инбредных линий мышей показал, что параметры выработки условной реакции избегания удара электрического тока в первый день обучения имеют наибольшую величину генетической изменчивости. На 5-й день обучения значительная вариабельность ответов наблюдается только внутри групп, из чего следует вывод о средовой природе этой изменчивости.

Иными словами, наибольшие связанные с генотипом вариации поведения обнаруживаются на начальных стадиях обучения. Оценка размеров *НрМРъ* этом эксперименте также показала существование отрицательной корреляции между величиной данного

проекционного поля и быстротой усвоения навыка.

Эксперименты с тироксином. Если данная корреляция отражает причиннную зависимость между размером мозга и быстротой образования временной связи, то попытка изменить площадь *iipMF* путем воздействия на развивающийся мозг должна привести к изменениям в уровне обучения навыку избегания. Введение новорожденным крысятам тироксина ускоряло физическое развитие животных и развитие их поведения. В целом площадь *iipMF* проекций у взрослых крыс *RHA,* получавших тироксин, была большей и более изменчивой, чем у контрольных животных, а способность их к обучению обнаружила такую же корреляцию, как и в предыдущих экспериментах. Размер других структур гиппокампа у крыс после введения тироксина также варьировал, но корреляции с показателями обучения навыку избегания выявить не удалось. Аналогичные данные были получены при неонатальном введении тироксина и на мышах линий *BALB/CH DBA* (Lipp et al., 1989).

Исследовательская и локомоторная активность в "открытом поле". Следует отметить, что условная реакция активного избегания – это навык, с необходимостью формирования которого животные встречаются только в условиях эксперимента. В естественных и приближенных к естественным условиях существования животные, в том числе мыши и крысы, никогда не сталкиваются с ситуацией, когда, избежав опасности и попав в "безопасное" место, они снова слышат сигнал опасности и начинают воспринимать данную ситуацию как угрожающую. Иными словами, существование зависимости между обучением избеганию тока и площадью *iipMF* не дает достаточной информации для суждения о морфофизиологических механизмах адаптивных реакций. В связи с этим вызывал интерес характер зависимости других признаков поведения от величины площади *iipMF*.

Для ее изучения было выбрано исследовательское поведение в установке "открытое поле" мышей разных линий. Уровень исследовательской активности по ряду показателей оценивали в течение 20 мин теста в "открытом поле" (Crusio, 1995) с использованием схемы диаллельного скрещивания. У гибридов мышей инбредных линий можно было оценить не только фенотипические, но и генетические корреляции между признаками поведения и нейрогистологическими показателями. Полученные данные суммарно автор интерпретировал следующим образом. Мыши, имеющие большую по величине площадь проекции *iipMF,* всего за 20 мин достаточно эффективно собирают информацию о новой среде, в которую их поместили. И уровень страха (по интенсивности дефекации), и уровень исследовательской активности у них оказываются невысокими: обстановка теста быстро теряет для них новизну, и названные показатели поведения снижаются по ходу опыта сильнее, чем у мышей, с меньшей величиной *iipMF*. Действительно, у инбредных линий мышей, селектированных Х. Ван-Абиленом на высокую и низкую частоту "стоек" в тесте "открытого поля" (см.: 8.6.2.1), В. Крузио нашел положительную корреляцию этого поведения с площадью *iipMF*.

В последующем были проанализированы другие признаки поведения, в частности обучение в так называемом радиальном лабиринте. Этот лабораторный тест был разработан американским исследователем Д. Элтоном (Olton, 1977) для исследования пространственной памяти животных.

Обучение животных в радиальном лабиринте считается тестом, который оценивает функции памяти, связанные с гиппокампом (Olton et al., 1979). Успешность обучения в радиальном лабиринте мышей, различающихся по величине iipMF, положительно коррелировала с размером этой структуры (Schwegler, Lipp, 1995).

Другим тестом на способность к ориентации в пространстве и, следовательно, на уровень развития функции гиппокампа, считается ставший очень популярным тест в водном лабиринте Морриса (Morris, 1984). Этот тест предполагает, что мышь (крыса), плавая в непрозрачной воде небольшого бассейна, может научиться находить невидимую, скрытую под водой платформу, независимо от того, из какой точки периметра бассейна ее выпустили. Иными словами, животное обучается находить цель, ориентируясь в пространстве, не полагаясь на ее локальные признаки (Morris, 1984).

Успешность выполнения тестов на пространственную ориентацию зависит от функции гиппокампа. Оказалось, что выполнение теста Морриса, точнее, прочность сформированной

пространственной памяти также положительно коррелирует с размером *iipMF*.

Иными словами, тесты на способность формировать представления о пространстве и о своем положении в нем животные усваивают тем успешнее, чем больше размер вариабельного поля проекции мшистых волокон гранулярных клеток на базальных дендритах пирамидных нейронов поля *СА3* гиппокампа.

В большой серии работ, проведенных Х.-П. Липпом, Г. Швегле-ром и их коллегами (Schwegler, Lipp, 1995), исследовали корреляции успешности выполнения "пространственных" и непространственных тестов с размерами не только *IipMF,* но и других областей гиппокампа. Однако такие фенотипические корреляции были обнаружены только для указанной области проекции мшистых волокон – нейронов зубчатой фасции. Был сделан вывод, что именно она играет важную роль в осуществлении и/или модуляции процессов обучения разных типов.

Существование описанных выше фенотипических корреляций не всегда может свидетельствовать о причинной связи между размером структуры и выраженностью функции. Однако в данном случае ее наличие подтверждается, во-первых, тем, что изменение размера *iipMF* с помощью тироксина (см.: выше) изменяет и поведение, а во-вторых, наличием не только фенотипической, но и генетической корреляции между этими признаками (Crusio,1995).

Общим выводом из приведенного цикла работ по генетике поведения, существенно расширившего наши знания о роли гиппокампа в формировании навыков разной сложности, является следующий. Генетические системы, ответственные за формирование и работу данного отдела мозга, и функциональные системы, "отвечающие" за обучение, совпадают или имеют общие звенья. В этих работах был детально разработан принципиально новый метод не-инвазивного контроля размера структур мозга. Этот размер можно было "варьировать" не путем частичного разрушения, что всегда влечет за собой много отрицательных последствий, а с помощью генетических методов. Корреляции размеров структуры с особенностями поведения, полученные таким путем, позволяют физиологам делать надежные выводы о физиологических механизмах последнего.

8.6.7.3. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ РАЗМЕРОВ МОЗОЛИСТОГО ТЕЛА. Ис-
следование этой проблемы на генетических моделях (линиях мышей) продиктовано необходимостью выяснить механизмы нарушений строения мозолистого тела у человека.

Мозолистое тело (corpus callosum) представляет собой мощный проводящий путь (т.е. состоит из аксонов нейронов новой коры), функцией которого считается интеграция процессов возбуждения и торможения двух полушарий (подробнее см.: Шульговский, 1997; Lipp, Wahlsten, 1992).

Мозолистое тело соединяет между собой как гомотопические, т.е. зеркально расположеннные, так и гетеротопические зоны новой коры. В норме размер мозолистого тела, а следовательно, число волокон, связывающих два полушария, варьирует, причем выявить какие-либо корреляции с физиологическими функциями не удается.

Как в XIX в., так и в первой половине XX в. полное отсутствие мозолистого тела (агенез) у человека можно было обнаружить только *post mortem* (после смерти). С развитием метода компьютерной томографии оказалось возможным определять размеры мозговых структур и мозолистого тела, в частности, прижизненно. Это дало возможность оценить корреляции морфогенетического дефекта этой структуры с уровнем интеллектуального развития, выполнением вербальных тестов, функциональной асимметрией и другими психофизиологическими особенностями личности. Оказалось, что недоразвитие и/или полное отсутствие мозолистого тела не препятствует формированию нормальной речи (за исключением некоторых тонкостей, например способности к подысканию рифм). В то же время отмечено, что при недоразвитии мозолистого тела испытуемые имеют трудности с быстрым выполнением заданий, требующих двусторонней двигательной координации (Jeeves, 1986, цит. по: Lipp, Wahlsten, 1992). В целом у испытуемых с недоразвитием мозолистого тела коэффициент интеллектуальности *IQ* (см.: Равич-Щербо и др. 1988; Фогель, Мотульский, 1990) был несколько ниже среднего.

У крупных млекопитающих – лошадей, крупного рогатого скота, обезьян – недоразвитие мозолистого тела встречается редко, в отличие от лабораторной мыши, где это нарушение

строения мозга наблюдается часто. У нескольких сублиний инбредной линии *BALB/c,* у линий *129/J, I/Ln* и *DDN* недоразвитие или полное отсутствие мозолистого тела встречается в разном проценте случаев (Lipp, Wlialsten, 1992). В частности, у мышей линии *I/Ln* и сублинии *BALB/cWahl* оно полностью отсутствует почти у 100% животных. Не обнаружено никаких физиологических или поведенческих особенностей, по которым можно было бы определить степень развития этой структуры у мыши, кроме прямого анатомического исследования мозга.

Установлено, что причиной недоразвития или отсутствия мозолистого тела в мозге мыши является особенность процесса формирования межполушарных аксонных связей в период внутриутробного развития. Причиной возникновения дефекта является, по-видимому, задержка процесса роста аксонов, образующих мозолистое тело. В результате аксоны не могут преодолеть препятствие в виде тяжа глиальных клеток, расположенного у них на пути. Часть таких волокон все-таки прорастает в противоположное полушарие, иногда "используя" для этого гиппокампову коммиссуру. Другая часть растет в том же полушарии по его продольной оси, образуя так называемый пучок Пробста (по имени ученого, его впервые описавшего – Probst, 1901, цит. по: Lipp, Wahlsten, 1992).

В какой степени мозг новорожденной мыши будет аномальным, зависит от ряда факторов, одним из которых являются условия питания плода в организме матери. Оказалось, что если в процессе развития эмбрионов самка мыши еще продолжает выкармливать молоком предыдущий помет, то вероятность недоразвития мозолистого тела у детенышей нового помета оказывается выше (Wahlsten, 1982).

Генетические исследования линий, подверженных этому анатомическому дефекту, показали, что недоразвитие мозолистого тела определяется, по-видимому, только двумя генами с аутосомной локализацией.

Для оценки влияния недоразвития мозолистого тела на поведение было проведено сравнение линий животных с нормальным мозолистым телом и с его полным отсутствием (агенезом). Очевидно, что обнаруженные межлинейные различия можно будет связать с различиями в строении мозолистого тела лишь предположительно, поскольку инбредные линии различаются между собой по очень большому числу локусов, каждый из которых потенциально также может определять особенности поведения. В связи с этим предполагаемую роль мозолистого тела необходимо проанализировать дополнительно. Было исследовано поведение мышей линий *BALB/c, 129/J* или *DDN,* особи которых варьируют по степени развития мозолистого тела, а также поведение потомков от скрещивания двух линий с изменчивостью этого морфологического признака (Lipp, Wahlsten, 1992).

Для анализа поведения таких гибридов было выбрано предпочтение одной из лап в пищевой пробе. В таком тесте в узкую трубку помещают маленький кусочек пищи, который мышь может достать только одной лапой. Устойчивость в предпочтении правой или левой лапы часто оказывается четкой индивидуальной характеристикой животного. Оказалось, что недоразвитие или полное отсутствие мозолистого тела отрицательно влияет на склонность животного пользоваться только одной лапой (Lipp, Wahlsten, 1992). Мыши с недоразвитием и полным отсутствием мозолистого тела достоверно слабее выполняли специальный тест на координацию движений задних конечностей. Обучение навыку побежки в 7-образном лабиринте, где животные обучаются побежкам направо или налево в зависимости от текстуры внутренних стенок лабиринта, у мышей /29/7и, в особенности, у *I/Ln* сильно нарушено. В то же время у них не отмечается особых дефектов при обучении реакции активного избегания в челночной камере. В тесте водного лабиринта Морриса формирование пространственного навыка отыскания невидимой платформы также не показывает заметной корреляции с размером мозолистого тела, исключение составляли мыши линии *I/Ln,* которые медленно выполняли тест из-за сильной тенденции к плаванию малыми кругами.

Поведение мышей с недоразвитием мозолистого тела изучено еще недостаточно, в частности неясно, в какой степени у них изменена латерализация* функций, отражающая специфику физиологии больших полушарий.

Линии мышей с разной степенью дефекта развития мозолистого тела представляют собой уникальную биологическую модель для оценки поведения у генетически идентичных животных

и выявления особенностей поведения, порождаемых именно данным нейроана-томическим дефектом.

8.6.7.4. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЧИСЛА НЕРВНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ И ПОВЕДЕНИЕ. Как мы уже видели, существует генетически детерминированная изменчивость размеров некоторых структур мозга. Оказалось, что успешность выработки двусторонней реакции активного избегания в челночной камере положительно коррелировала не только с общим объемом гиппокампа, но и с числом гранулярных клеток зубчатой фасции (Wimer et al., 1983).

' Латерализация, т.е. специализация функций правого и левого полушарий, привлекает все большее внимание исследователей и обнаруживается не только у человека (Спрингер, Дейч, .1977), но и у многих животных (Бианки, Филиппова, 1987).

Используя подсчеты числа нейронов в ряде полей гиппокампа и методы классического генетического анализа, Ц. и Р. Ваймеры (С. Wimer, R. Wimer, 1982, 1989) действительно, показали, что количество нейронов основных полей гиппокампа определяется небольшим числом генов (от 2 до 5). В дальнейшем межлинейные различия в числе нейронов были обнаружены и в других исследованиях. Число дофаминергических нейронов в вентральном отделе ствола у линии *CBA* оказалось меньше, чем у улинии *BALB/c.* Такие же межлинейные различия были найдены в гипоталамусе. Сравнение других линий показало, что в голубом пятне у линии *BALB/c* катехоламинергических клеток на 38% меньше, чем у линии *C57BL.* По данным другой работы, у мышей линии *DBA/2* в медиовентраль-ном гипоталамусе имеется клеточное скопление – так называемая pal's compacta, тогда как у мышей линии *C57BL/6* оно отсутствует, а у самок *DBA/2* его объем на 80% больше, чем у самцов. Количество нейронов в этих отделах коррелирует с некоторыми показателями исследовательской активности (см.: Полетаева, Романова, 1990).

Возможно, что одна из причин изменчивости числа клеток взрослого мозга – различия в числе клонов, формирующих данный участок мозга, и/или в числе митотических делений исходной клетки перед началом дифференцировки. Еще одной причиной генетически обусловленных различий в числе клеточных элементов нервной системы могут быть вариации в действии генетически контролируемой системы апоптоза – так называемой "программированной гибели клеток" в процессе нейрогенеза (см.: Finlay et al., 1987).

В разделе 8.2.5 были частично рассмотрены возможные механизмы реализации изменчивости поведения. Одним из них могут быть межвидовые (при сравнении близких видов), межлинейные и/или межпопуляционные различия в порогах проявления дискретных поведенческих актов ФКД. Межлинейные различия в числе стоек или норковых реакций или же, например, в частоте проявления таких видоспецифических реакций, как подтаскивание детенышей к гнезду (Humick, 1973), или в движениях при постройке гнезда (Lynch, 1980) и др., могут быть отражением существования разных порогов проявления этих движений. Эти различия, по крайней мере частично, могут быть связаны и с разным числом нервных элементов в важной для выполнения данного поведения мозговой структуре.

Несомненная связь между числом нервных элементов в мозге и сложностью поведения существует на уровне межвидовых сравнений и сравнений между более крупными таксономическими единицами, однако можно предположить существование и более тонкой зависимости на внутривидовом уровне.

8.6.8. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ МОЗГА И ПОВЕДЕНИЯ

Высокие темпы эволюции мозга млекопитающих и формирование мозга человека традиционно до сих пор не имеют единого объяснения с точки зрения современной теории эволюции. С.Н. Давиден-ков (см.: 2.5.5), анализируя генетические основы функций мозга, предположил, что чем меньше филогенетический возраст данной функции, тем более вариабельна она оказывается. Сходные с этим, но более развернутые предположения делают и современные исследователи (см.: Lipp, 1989; Lipp, Wolfer, 1995).

Известно, что с позиций эволюционной теории большая продолжительность жизни и малое число потомков животных (млекопитающих) крупных видов, представляют собой в известном смысле помехи процессу эволюции. Эволюция таких таксономических групп животных должна оыла бы идти более медленно, однако этого не происходит, и скорость эволюции видов, имеющих крупные размеры и сложно устроенный мозг, примерно такая же,

как и видов более мелких, с более простым мозгом. Отсюда, совершенствование высших психических функций, можно рассматривать как биологический механизм компенсации таких помех.

Проф. Х.-П. Липп высказывает гипотезу о существовании особой категории эволюционных морфогенетических процессов, которые способствуют формированию сложного субстрата психических способностей.

Высшие (по сложности функции) системы мозга в процессе индивидуального развития дифференцируются в наиболее поздние сроки. Х.-П. Липп предполагает, что некоторые мутации, вызывающие изменения структуры высших отделов мозга, защищены от элиминирующего действия естественного отбора благодаря существованию так называемых буферных систем. Под буферными системами автор понимает совокупность генетически детерминированных физиолого-биохимических механизмов, обеспечивающих гомеостаз развития, способность мозговых структур к реорганизации в процессе развития, процессы, обеспечивающие пластичность взрослого мозга. Действие этих буферных систем обеспечивает стабильность функционирования организма и "перекрывает" возможные функциональные последствия слабых мутаций, которые в отсутствие этих "буферов" могли бы влиять на поведение.

Следующее предположение заключается в том, что накопление генетической изменчивости высших структур мозга все же обнаруживается в виде появления некоторых структурных изменений. Это, в свою очередь, может быть причиной возможной реорганизации мозга в направлении "сверху вниз", т.е. может повлечь за собой реорганизацию и более низко расположеннных отделов ЦНС.

Предполагается, что в геноме видов, имеющих сложный мозг, существуют группы исключительно изменчивых генов (названных "вариобоксом"), которые и "ответственны" за индивидуальные различия способностей, темперамента и др.

Эта концепция имеет эвристическую ценность для выявления связи между генами, мозгом и поведением. Она представляет собой теоретическую канву, которая необходима для планомерной оценки новой информации о поведении мышей с искусственными мутациями и мышей-нокаутов.

При написании этого раздела мы использовали многочисленные примеры как из оригинальных публикаций, так и из обобщающих монографий, учебных пособий и сборников. Для более подробного знакомства с предметом можно рекомендовать следующие книги.

Руководство по физиологии (том "Генетика поведения и физиологических признаков", 1981), учебники Л.Эрман и П.Парсонса (1984), Д.Хэя (Нау, 1985), а также прекрасные методические пособия D.Goldowitz et al. (eds.) "Techniques for the genetic analysis of brain and behavior. Focus on the mouse" (1992) и P.Driscoll (ed.) "Genetically defined aninial models of neurobehavioral disfunction" (1992).

Заключение

Развитие науки идет стремительными темпами. К этому трудно привыкнуть, и еще труднее, даже вооружившись современными методами "слежения" за ее развитием (такими как Internet, Medline, Science Citation Index и пр.), успевать реагировать на эти изменения при издании учебника.

Однако в биологии существует и мощная "консервативная" составляющая. Наряду с эволюционным учением, зоологией, ботаникой, экологией, генетикой и цитологией, биохимией и физиологией, ее основу составляет и этология – наука о поведении животных.

Именно поэтому авторы надеются, что несмотря на бурный прогресс молекулярных основ нейрогенетики и нейрофизиологии написанное в этой книге окажется необходимым и полезным начинающим биологам.

Авторы также надеются, что эта книга поможет ее читателям осознать, что наши современные знания – это в первую очередь заслуга наших предшественников и учителей, которым мы все должны быть бесконечно благодарны.

Литература

АйалаФ., КайгерДж. Современная генетика. Т. 3. М, 1988.

Анохин К.В., Судаков К.В. Системная организация поведения: новизна как ведущий фактор экспрессии ранних генов в мозге при обучении // Усп. физиол. наук. 1993. Т. 24. № 3. С. 53-69.

Анохин П.К, Системогенез как общая закономерность эволюционного процесса // Бюл. эксп. биол., мед. 1948. Т. 26. № 9-10. С. 168-185.

Анохин П.К, Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.

Аршавский И.А. Физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития; основы негэнтропийной теории онтогенеза. М., 1982.

Астауров Б.Л. Проблемы индивидуального развития // Журн. общ. биол. 1968. Т. 29. С. 139-152.

Бадридзе Я.К. Пищевое поведение волка. Вопросы онтогенеза. Тбилиси, 1987.

Васкин Л.М. Этология стадных животных. М., 1986,

Батуев А.С. Предисловие редактора // Физиология поведения: Нейробиологичее-кие закономерности/Руководство по физиологии. Л., 1987. С. 3–8.

Беликов С.Е., Куприянов А.Г. Географические особенности некоторых аспектов поведения белого медведя // Поведение млекопитающих. Вопросы териологии. М,, 1977. С. 202-212.

Бензер С. От гена к поведению // Актуальные проблемы генетики поведения. Л,, 1975. С. 5-21.

Бериташвили И.С. Индивидуально приобретенная деятельность центральной нервной системы. Тифлис, 1932.

Бериташвили И. С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение. М., 1974.

Бехтерев В.М. Общие основы рефлексологии человека. Л., 1926.

Бианки В.Л., Филиппова Е.Б. Эволюция функциональной асимметрии мозга // Физиология поведения: Нейробиологические закономерности/Руководство по физиологии. Л., 1987. С. 304-352.

Бибиков Д.И. (отв. ред). Волк: происхождение, систематика, морфология, экология. М., 1985.

Бландова З.К., Душкин В.А., МалашенкоА.М.,нщ>. Линии лабораторных животных для медико-биологических исследований. М., 1983.

Богданов Н.Н., Полетаева И.И., Попова Н.В. Чувствительность мышей, селектированных на разную массу мозга, к судорожному действию пентилентетразола и стрихнина//Лаб. животные. 1994. №4. С. 218–221.

Бородин П.М. Применение диаллельного анализа в генетикофизиологических исследованиях // Физиологическая генетика и генетика поведения/Руководство по физиологии. Л,, 1981. С. 78–91.

Бродхерст П.Л. Биометрический подход к анализу наследования поведения // Актуальные проблемы генетики поведения. Л., 1975. С. 39–58.

Вагнер В. Биологические основания сравнительной психологии. Спб-М., 1913.

Вальдман А.В., Пошивалов В.П. Фармакологическая регуляция внутривидового поведения. Л., 1984.

Виток Д. Психогенетика и эволюция поведения // Актуальные проблемы генетики поведения. Л., 1975. С. 59–70.

Войтонис Н.Ю. Предыстория интеллекта. М., Л., 1949.

Воробьев В.Н, Кедровка и ее связь с сибирским кедром. Новосибирск, 1982.

Воронин Л.Г. Эволюция высшей нервной деятельности. М., 1977.

Вырживовский С.Н., Майоров Ф.П. Материалы к вопросу о влиянии воспитания на склад высшей нервной деятельности у собак // Тр. физиол. лаб. акад. И.П. Павлова. 1933. Т. 5. С. 171-192.

Голъцман М.Е. Социальный контроль поведения млекопитающих: ревизия концепции доминирования/Итоги науки и техники. ВИНИТИ // Зоология позвоночных. М., 1983. С. 71-150.

Гольцман М.Е., Наумов Н.П., Никольский АЛ., и др. Социальное поведение большой песчанки *(Rhombomis opimus Licht) //* Поведение млекопитающих. Вопросы териологии. М.,

1977. С. 5–69.

Гольцман М.Е,, Попов С.В., Чабовский А.В., и др. Синдром социальности. Сравнительный анализ поведения песчанок//Журн. общ. биол. 1994. Т. 55, № 1. С. 49-58.

Гороховская ЕЛ. Становление классической этологии: историко-логический анализ/Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1998.

Гудом Дж. Шимпанзе в природе: поведение. М., 1992.

Данишкин АЛ. Звуковая сигнализация сибирских косуль *(Capreolus capreoluspygargus Pal) II* Поведение млекопитающих. Вопросы териологии. М., 1977. С. 239-243.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М., Л., 1937.

Дарвин Ч. О выражении ощущений у человека и животных/Собр. соч. М., 1953.

Дембовский Я. Психология животных. М,, 1959.

Дембовский Я. Психология обезьян. М., 1963.

ДерягинаМЛ. Манипуляционная активность приматов. М., 1986,

Длусский Г.М. Муравьи рода Формика. М,, 1967.

Докинс Р. Эгоистичный ген. М,, 1993.

Дубинин ИЛ. Потенциальные изменения в ДНК и мутации. М,, 1978,

Дуглас-Гамильтон И., Дуглас-Гамильтон О. Жизнь среди слонов. М,, 1981.

Дудников А.Ю. Внутри- и межвидовые отношения ос-веспин при использовании пищевого ресурса / Поведение животных в сообществах // Матер. III Всесоюэ. конф. по поведению животных. Т 2. М., 1983, С. 141–142.

Дыбан АЛ. Экспериментально-эмбриологический и цитогенетический аспекты изучения памяти // Механизмы модуляции памяти. Л,, 1976. С. 183–192.

Дыбан АЛ., Баранов В.С. Цитогенетика развития млекопитающих. Л., 1977.

Дьюсбери Д. Поведение животных. Сравнительные аспекты, М. 1981.

ДэвисД.Е., Кристиан Дж.Дж. Регуляция популяций у млекопитающих. М., 1977.

Ерахтин А.В., Портнов А.Н. Философские проблемы этологии и зоопсихологии.

М., 1984. *Есъков Е.Л.* Акустическая сигнализация общественных насекомых. М., 1979.

Жуков ДЛ. Психогенетика стресса. Спб., 1997.

Захаров АЛ. Муравей, семья, колония. М., 1978.

Зиновьева И.Б., Зорина З.А. Способность к экстраполяции у вороновых после разрушения Wulst и старой коры // Журн. общ.биол. 1976. Т. 37. № 4. С. 600-607.

Зорина З.А. Формирование индивидуальной специализации пишедобывательного поведения врановых первого года жизни (по наблюдениям в неволе) // Экология и численность врановых птиц России и сопредельных государств. Казань, 1996. С. 102-104.

Зорина З.А. Элементарное мышление животных и птиц // Хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии. М., 1998. С. 160–172.

Зорина З.А. Игры животных // Мир психологии. М., 1998. №4. С. 95–118.

Ильичев В.Д., Силаева О.Л. Говорящие птицы. М., 1990.

Инге-Вечтомов С.Ю. Генетика с основами селекции. М., 1989.

Кайданов Л.З., Лучникова ЕЖ Принципы генетического анализа поведения // Физиологическая генетика и генетика поведения / Руководство по физиологии. Л., Наука, 1981. С. 21-77.

Камышев Н.Г., Камышева Е.А., Смирнова Г.П., и др. Взаимообучение особей дрозофилы в групповой ситуации методом проб и ошибок // Журн, общ, биол. 1994. Т. 55, № 6. С. 737-747.

Карась А.Я., Удалова Т.Н., Дашевский S.A. Некоторые биологические факторы: определяющие функциональную организацию памяти и обучения (на примере изучения поведения насекомых) //Исследования памяти. М., 1990. С. 119–136.

Кассиль В.Г. Пищевое поведение в онтогенезе. Л., 1990.

Каулъ Р.М. Ориентация лугового муравья Formica pratensis Retz // Зоол. журн. 1983. Т. 62, № 2. С. 240-244.

Келер В. Исследование интеллекта человекоподобных обезьян. М., 1925.

Кенделл Э. Клеточные основы поведения. М., 1980.

Кирпичников В.С. Роль приспособительных модификаций в эволюции // Журн. общ. биол.

1940. Т. 1, № 1. С. 121-152.

Колпаков В.Г. Кататония у животных. Генетика, нейрофизиология, нейрохимия. Новосибирск, 1990.

Константинов В.М. Фауна, население и экология птиц антропогенных ландшафтов лесной зоны русской равнины: Автореф. дис...дркт. биол. наук. М., 1992.

Корочкин Л.И. Физиологическая и биохимическая феногенетика // Физиологическая генетика и генетика поведения. Руководство по физиологии. Л., 1981. С. 92– 155.

Корочкин Л.И. Генетическая регуляция процессов нейрогенеза // Онтогенез. 1989. Т. 20, № 6. С. 593-605.

Корочкин Л.И. Нейрогенез и гены // Аналитические аспекты дифференцировки. М., 1991. С. 28-55.

Корочкин Л.И. Перспективы развития нейрогенетики в России // Вестник РАН. 1992. №7. С. 63-71.

Котляр Б.И., Шулъговский В.В. Физиология центральной нервной системы. М., 1979.

Крайслер Л. Тропами карибу. М., 1966.

Кроукрофт П. Артур, Билл и другие...или все о мышах. М., 1970.

Крук Дж. Структура и динамика сообщества у гелад (Theropithecus gelada) // Успехи современной териологии. М., 1977. С. 64–74.

Крученкова ЕЛ., Голъцман М.Е. Родительское поведение песца *(Alopex lagopus Se-menov)* на острове Медном. Факторы, определяющие связь взрослых песцов и детенышей // Зоол. журн. 1994. Т. 73. С. 88-108.

Крушинская Н.Л. .изменение пищедобывательных условных рефлексов у голубей после удаления у них старой коры // Журн. высш. нерв. деят. 1963. Т. 13, № 6. С. 1077-1086.

Крушинская Н.Л. Некоторые сложные пищевые формы поведения кедровок после удаления у них старой коры // Журн. эволюц. биохим., физиол. 1966. Т. 2, № 6. С. 563-568.

Крушинская Н.Л., Лисицына Т.Ю. Поведение морских млекопитающих. М., 1983.

Крушинскии Л.В. Формирование поведения животных в норме и патологии. М., 1960.

Крушинский Л.В. Роль элементарной рассудочной деятельности в эволюции групповых отношений у животных//Вопр. филос. 1973. №11. С. 120–131.

Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности. 2-е изд. М., 1986.

Крушинский Л.В. (отв. ред.) Физиологическая генетика и генетика поведения. Руководство по физиологии. Л., 1981.

Крушинский Л.В. Избр. труды. Т. 1, М., 1991.'

Крушинский Л.В., Дыбан А.П., Полетаева И.И., и др. Влияние робертсоновских транслокаций на поведение мышей // Генетика. 1986. Т. 22, №3. С. 434–441.

Куликов А.В., Ко'злачкова Е.Ю. Закономерности наследования каталепсии у мышей // Изв. СО АН СССР. 1989. Вып. 2. С. 21.

Лавик-Гудолл Дж., Лавик-Гудом Г. Невинные убийцы. М., 1977.

Ладыгина-Коте Н.Н. Дитя шимпанзе и дитя человека в их инстинктах, эмоциях, играх, привычках и выразительных движениях. М., 1935.

Ладыгина-Коте Н.Н. Конструктивная и орудийная деятельность высших обезьян. М., 1959.

Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М., 1978.

Левченко ИЛ. Передача информации о координатах источника корма у пчелы медоносной. Киев, 1976.

Линден Ю. Обезьяны, человек и язык. М., 1981.

Лисицына Т.Ю. Структура лежбищ и социальное поведение ушастых тюленей // Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М., 1982. С. 99–150.

Лопатина Н.Г. Сигнальная деятельность семьи медоносной пчелы *(Apis mettfera, L).* Л., 1971.

Лопатина Н.Г., Пономаренко В.В. Исследование генетики высшей нервной деятельности // Физиология поведения. Нейробиологические закономерности. Руководство по физиологии.

Л., 1987. С. 9–59.
Лоренц К. Кольцо царя Соломона. М., 1978.
Лоренц К. Год серого гуся. М., 1984.
Лоренц К. Человек находит друга. М., 1992.
Лоренц К. Агрессия (так называемое "зло"). М., 1994.
Льют Б. Гены. М., 1987.
Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. М., 1985.
Мазохин-Поршняков ГЛ. Обучаемость насекомых и их способность к обобщению зрительных стимулов // Энтомол. обозр. 1968. Т. 47. С. 362–379.
Мазохин-Поршняков ГЛ. Как оценить интеллект животных? // Природа. 1989.
№4. С. 18-25.
Мазохин-Поршняков ГЛ., Мурзин С.В. Пищевые и гнездовые зрительные ориентиры у муравья Cataglyphis setipes turcomanica // Зоол. журн. 1977. Т. 56, № 3. С. 400-404.
Мазохин-Поршняков ГЛ., Семенова С.А., Любарский Г.Ю. Анализ группового визуального поведения медоносных пчел при фуражировке // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45, № 1. С. 79-87.
Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968.
Мак-Ларен Э. Химеры млекопитающих. М., 1979.
Мак-Фарленд Д. Поведение животных. М., 1988.
Малых С.Б., Егорова М.С., Мешкова ТЛ. Основы психогенетики. М., 1998.
Марков В.И. Продуктивность коммуникативной системы дельфина афалины: к проблеме внечеловеческих языковых систем // Язык в океане языков. Новосибирск,
1993. С. 86-147.
Матюшкин Е.Н. Выбор пути и освоение территории амурским тигром (по данным зимних троплений) // Поведение млекопитающих. Вопросы териологии. М., 1977. С. 146-178.
Махмутов С.М. О поведении алтайского цокора *(Myospalax myospalax Laxm.)* // Поведение млекопитающих. Вопросы териологии. М., 1977. С. 268–271.
Меннинг О. Поведение животных.Вводный курс. М., 1982.
Мешкова Н.Н., Федорович Е.Ю. Ориентировочно-исследовательская деятельность, подражание и игра как психологические механизмы адаптации высших позвоночных к урбанизированной среде. М., 1996.
Науменко Е.В., Осадчук А.В., Серова Л.И., и др. Генетико-физиологические механизмы регуляции функций семенников. Новосибирск, 1983.
Наумов Н.П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих//Усп. совр. териол. М., 1977. С. 93–110.
Никольский А.А. Звуковая сигнализация млекопитающих в эволюционном процессе. М., 1984.
Никольский А.А. Экологическая акустика млекопитающих. М., 1992.
Никольский А.А., Фроммолт К.-Х. Звуковая активность волка. М., 1989.
Новиков С.Н. Феромоны и размножение млекопитающих. Л., 1988.
Обухов Д.К. Современные представления о структурно-функциональной организации конечного мозга птиц // Сотников О.С. (ред.): Морфогенез и реактивная перестройка нервной системы. СПб., 1996. С. 113–133.
Овсянников Н.I. Поведение и социальная организация песца. М, 1993,
ОрбелиЛ.А. Вопросы высшей нервной деятельности. М,, Л., 1949.
Осадчук А.В., Шумейко Е.В. Роль генотипа и некоторых видов зоосоциального поведения в регуляции эндокринной функции семенников у мышей // Докл. АН СССР. 1981. Т. 258. С. 253-256.
Павлов И.П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности животных. М., 1973.
Павлов И.П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга/Полное собр. соч. Т. IV. М., Л., 1952.
Павлов И.П. Павловские среды. М., Л., 1949. С. 262–263.
Пажетнов В.С. Мои друзья медведи. М., 1985.

Пажетнов В.С. Бурый медведь. М., 1990.

Панов Е.Н. Общение в мире животных. М., 1970а.

Панов Е.Н. Сигнализация и "язык" животных. М., 19706.

Панов Е.Н. Механизмы коммуникации у птиц. М., 1978.

Панов Е.Н. Поведение животных и отологическая структура популяций. М., 1983.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. Поведение животных и человека: сходство и различия. Пущино-на-Оке, 1989.

Полетаева И.И., Романова Л.Г. Генетические аспекты поведения животных // Итоги науки и техники. Серия Физиология человека и животных. Т. 42. ВИНИТИ. 1990.

Пономаренко В.В., Лопатина Н.Г., Маршин В.Г., и др. О реализации генетической информации, детерминирующей деятельность нервной системы и поведение животных различных филогенетических уровней // Пономаренко В.В., Федоров В.К. (отв. ред.). Актуальные проблемы генетики поведения. Л., 1975. С. 195–217.

Попугает А.Г. Импринтинг (запечатлевание). Л,, 1973.

Попова Н.В. Развитие некоторых рефлексов у мышей, селектированных на разный вес мозга // Журн. высш. нервн. деят. 1986. Т. 36. N° 5. С. 507–510.

Попова Н.В., Полетаева И.И, Исследование некоторых особенностей поведения мышей, селектированных на разную массу мозга // Вестн. МГУ. 1983. Сер, 16. Биология. С. 30–34.

Попова Н.В., Полетаева ИМ., Астаурова Н.В. Селекция мышей на вес мозга // Генетика. 1997. Т. 3, № 3. С. 413-416.

Попова Н.К. Генетика агрессивного поведения // Изв. Сиб. отд. АН СССР. 1988, в. 3. С. 120-127.

Попова U.K., Шумейко Е.В., Колпаков В.Г. Серотонин и поведение. Новосибирск, 1978.

Попова Н.В., Полетаева И.И,, Романова Л.Г. Селекция мышей на большой и малый вес мозга // Докл. АН СССР, 1976. Т. 240, № 5. С. 1234-1236.

Попова Н.В., Кесарев В.С., Полетаева И,И., и др. Цитоархитектоника коры головного мозга мышей, селектированных на разную массу мозга // Журн. высш. нервн. деят. 1983, Т. 33, № 3. С. 576-582.

Пошивалов В.П. Этограф – устройство для непрерывной регистрации 10 различных этологических показателей поведения // Журн. высш. нервн. деят. 1977. Т. 27. Вып. 3. С. 421-423.

Пошивалов В.П. Этологачеський атлас для фармакологических исследований на грызунах (мыши, крысы): Рукопись, депонирован, в ВИНИТИ, 26.07.78. № 3164-78 деп.

Пошивалов В.П. Фармакоэтология // Усп. совр. биол. 1985. Т. 99. Вып. 3. С. 463-478.

Пошивалов В.П., Савина Н.В., Андрюхин В.Ф., и др. Этологачеський атлас для психофармокологчиеских исследований на приматах. Л., 1987, (Деп. в ВИНИТИ).

Поярков АД. "Исторический" (биографический) метод описания социальной организации и поведения бродячих собак // Методы исследования в экологии и этологии. Пущино-на-Оке, 1986. С. 172–203,

Прайор К. Несущие ветер. М., 1981.

Равич-Щербо И.В., Григоренко ЕЛ., Марютина Т.А. Психогенетика, М., 1999.

Резникова Ж.И. Угловая ориентация и эффект обучения у рыжих лесных муравьев // Матер. VII научи, студ. конф. 1969а. Новосибирск, 1969. С. 23-24.

Резникова Ж.И. Пространственная ориентация и способность муравьев усваивать логическую структуру задачи // Этология насекомых и клещей. Томск, 19696. С. 18-24.

Резникова Ж.И. Межвидовые отношения у муравьев. Новосибирск, 1983.

Резникова Ж.И. Экология, этология, эволюция – часть I. Структура сообществ и коммуникация животных. Новосибирск, 1997.

Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. Распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев//Усп. совр. биол. 1998. Т. 118, №3. С. 345–356.

Резникова Ж.И., Рябко Б.Я. Язык муравьев и теория информации // Природа. 1988. №6. С. 65-71.

Резникова Ж.И., Рябко Б.Я. Теоретико-информационый анализ "языка"

муравьев//Журн.общ. биол. 1990. Т. 51, №5. С. 601-609.

Резникова Ж.И., Рябко Б.Я. Передача информации о количественных характеристиках объекта у муравьев // Журн. высш. нерв.деят. 1995а. Т. 45. Вып. 3. С. 490–
499.

Резникова Ж.И. Рябко Б.Я. Экспериментальное исследование способности муравьев к простейшим арифметическим операциям, основанное на теоретико-информационном подходе к изучению систем коммуникации животных // ДАН 19956. Т. 343, № 3. С. 420-422.

Рогинский Г.З. Навыки и зачатки интеллектуальных действий у антропоидов (шимпанзе). Л., 1948.

Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. Минск, 1978.

Романова Л.Г., Полетаева И.И., Ремус Б. Анализ чувствительности к звуку у крыс методом диаллельного скрещивания // Журн. высш. нервн. деят. 1976. Т. 26, № 4. С. 772-777.

Руковский Н.Н. Особенности зимнего поведения выводка рысей *(Lynx lynx L)* // Поведение млекопитающих. Вопросы териологии. М., 1977. С. 179–186.

Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция // М.: Мир, 1988.

Рябко Б.Я., Резникова Ж.И. Способности муравьев к сложению и вычитанию небольших чисел//Российская наука: Выстоять и возродиться. М., 1997. С. 351–357.

Салимое Р.М. Анализ механизмов алкогольной мотивации и ее фармакологическая коррекция (экспериментальное исследование): Автореф. дис... докт. биол. наук. М., 1998.

Северное А.С. Введение в теорию эволюции // Изд-во МГУ. М., 1981.

Селье Г. Очерки об адаптационном синдроме. М,,' 1960.

Селье Г. На уровне целого организма. М., 1972.

Серова Л.И., Науменко Е.В. Катехоламиновые системы головного мозга в регуляции доминантности // Жури. высш. нервн. деят. 1990. Т. 40, № 3. С. 490–496.

Сифард Р.М., Чини Д.Л. Разум и мышление у обезьян // В мире науки. 1993. № 2-3. С. 68-75.

Слоним А.С. Инстинкт. Л., 1967.

Смирин В.М., Смирин Ю.М. Звери в природе. М., 1991.

Смирин Ю.М., Смирит Э.М. Памяти В.М. Смирина // Зоол. журн. 1996. Т. 75, № 8. С. 1278-1279.

Соколов В.Е. (отв. ред.). Поведение млекопитающих // Вопросы териологии. М., 1977.

Соколов В.Е., Данилкин А.А. Запаховая сигнализация и обонятельное поведение копытных // Поведение млекопитающих. Вопросы териологии. М., 1977, С. 107– 123.

Спрингер С., Дейч Г. Левый мозг, правый мозг. М., 1983.

Суворов Н. Ф., Андреева В,Н. Проблемы наследования условных рефлексов в школе И.П. Павлова//Журн. высш. нервн, деят. 1990. Т. 40, № 1. С. 3-14.

Сулханов А.В. Запаховые метки муравья Formica sanguinea // Зоол .журн. 1979. Т. 58, № 1. С. 61-68.

Счастный А.И. Сложные формы поведения антропоидов. Л., 1972.

Тинберген В. Осы, птицы, люди. М., 1970.

Тинберген Н. Мир серебристой чайки. М., 1974.

Тинберген Н. Поведение животных. М., 1978.

Толмен Э. Когнитивные карты у крыс и человека // Хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии. М., 1997. С. 172–184.

Трут Л.Н. Очерки по генетике поведения. Новосибирск, 1978.

Трут Л.Н. Проблема формообразования в контексте стабилизирующего отбора // Генетика. 1987. Т. 23. С. 974-987.

Турбин Н.В., Хотшева Л.В., Тарутина Л А. Диаллельный анализ в селекции растений. Минск, 1974.

Уланова Л.И. Формирование у обезьян условных знаков, выражающих потребность в пище // Исследование высшей нервной деятельности в естественном эксперименте. Л., 1950. С. 132-154.

Уотсон Д.Б. Психология как наука о поведении. Одесса, 1925.

Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1993.

Федоров В.К., ДыбанАЖ, Баранов В.С., и dp. Изучение репродуктивной функции и высшей нервной деятельности у мышей с трисомией по хромосоме Т6 // Физиол. журн. СССР. 1973. Т. 59, № 5. С. 704-714.

Фарсов Л.А. Память у антропоидов. Физиологический анализ. Л., 1972.

Фирсов Л.А. Поведение антропоидов в природных условиях. Л., 1977.

Фирсов Л.А. Высшая нервная деятельность человекообразных обезьян и проблема антропогенеза // Физиология поведения: нейробиологические закономерности. Руководство по физиологии. Л., 1987. С. 639–711.

Фирсов Л.А. По следам Маугли // Язык в океане языков. Новосибирск, 1993. С. 44-59.

Фогель Ф., Мотулъский А. Генетика человека. Т. 1–3. М., 1990.

Фосси Д. Гориллы в тумане. М., 1990.

Фриш К. Из жизни пчел. М., 1980.

Хайнд Р. Поведение животных. М., 1975.

Харъкив ВА. "Культурные традиции" в поведении и коммуникации муравьев // Язык в океане языков. Новосибирск, 1993. С. 156–167.

Хаютин С.Н., Дмитриева Л.П. Организация раннего видоспецифического поведения. М., 1991.

Хейнрих Б. Ворон зимой. М., 1994.

Хорн Г. Память, импринтинг и мозг. М., 1988.

Шатер Дж. Год под знаком гориллы. М., 1968.

Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М., 1977.

Шмалъгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.; Л., 1946.

Шовен Р. Поведение животных. М., 1972.

Шулетта К.В. Системная организация пищевого поведения. М., 1971.

Шулейкта К.В. Сенсорные факторы пищевого поведения в раннем онтогенезе // Физиология поведения: нейробиологические закономерности. Руководство по физиологии. Л., 1987. С. 95-129.

Шулъговский В.В. Физиология целенаправленного поведения млекопитающих. М., 1993.

Шульговский В.В. Физиология центральной нервной системы. М., 1997.

Эйбл-Эйбесфелъдт И. Биологические основы эстетики // Красота и мозг. Биологические аспекты эстетики. М., 1975. С. 29–94.

Эрман Л., Парсонс П. Генетика поведения и эволюция. М., 1984.

Этологическая фармакология: современное состояние // Симпозиум, посвященный памяти В.П. Пошивалова: Тез. докл. СПб., 1997.

Яблоков А.В., Белькович В.М., Борисов В.И. Киты и дельфины. М., 1972.

Яскин ВА. Сезонные изменения размеров мозга и черепа у мелких млекопитающих//Журн. общ. биол. 1989. Т. 50. С. 470-480.

Ярошевский М.Г. История психологии от античности до середины XX века. М., 1997.

Alcock J. Animal Behavior: an Evolutionary Approach // Sunderland: Sinauir Ass., inc. •publishers. 1989.

Alleva E., Fasolo A., Lipp H.-P., et al. Behavioural Brain Research in Naturalistic and Semi-Natiralistic Settings // NATO ASI Series. Ser. D: Behavioural and Social Sciences / Dordrecht-Boston-London: Kluver Academic Publ. 1995.

Anderson C.O., Mason W.A. Competitive social strategies in groups of derived and experienced rhesus monkeys // Develop. Psychobiol. 1978. V.ll, № 4. P. 289–299.

Bach M.E., Hawkins R.D., Osman M., et al. Impairment of spatial but not contextual memory in CaMKII mutant mice with a selective loss of hippocampal LTP in the range of the theta-frequency // Cell. 1995. V. 81. P. 905-915.

Bailey N. Recombinant inbred strain: an aid to finding identity, linkage, and function of histocompatibility and other genes // Transplantation. 1971. V. 11. P. 325–327.

Balda R.P., Kamil A.C. Long-term spatial memory in Clark's nutcracker, Nucifraga columbiana

Anim. behav. 1992. V. 44. P. 761-769.

Basil JA., Kaneil A.C., Baldar R.P., Fite K.V. Differences in hippocampal volume among food storing corvids // Brain. Behav. Evol. 1996. V. 47. P. 156–164.

Bateson P.P. G. The characteristics and context of imprinting // Biol. Rev. 1966. V. 41. P. 177-220.

Beach FA. The snarkwas a boojum//American Psychologist. 1950. V. 5. P. 115–124.

Benus R.F., Koolhaas J.M., Oortmerssen GA. van. Individual differences in behavioral reaction to a changing environment in mice and rats // Behaviour. 1987. V. 100. P. 105-122.

Benus R.F., Koolhaas J.M., Oortmerssen GA. van. Agression and adaptation to the light-dark cycle: role of mtrinsic and extrtrinsic control//Physiol. a. Behav. 1988. V. 43, №2. P. 131-137.

Berger C.N., Huang T.-T, Epstein Ch. Mouse models of human trisomy 21 (Down syndrom) // P.Driscoll (ed.) Genetically Defined Animal Models of Neurobehavioral Dysfunctions. Boston, Basel, Berlin, 1992. P. 1–23.

Bingman V.P., Jones T.-J., Strasser R., et al. Homing pigweons, hippocampus and spatial cognition // E.Alleva et al.(eds) Behavioural Brain Research in Naturalistic and Semi-Naturalistic Settings. NATO ASI Series, Ser. D: Behavioural and Social Sciences. Dordrecht-Boston-London, 1995. V. 82. P. 207-224.

Blizzard A., Attman H.J., Freedman L.S. The peripheral sympathetic nervous system in rat strains selectively bred for differences in response to stress // Behav. Neural. Biol. 1982. V. 34, № 3. P. 319-325.

Bourtchaladze R., Frenguelli B., Blendy J., et al. Deficient long-term memory in mice with targeted mutation of the c AMP-responsive element-binding protein // Cell. V. 79. P. 59-68.

Brower J.H. Behavioral changes in an ant colony exposed to chronic gamma irradiation // Am. Midland. 'Natur. 1966. V. 75, № 2. P. 530-534.

Calhoun J.B. Population density and social pathology // Sci. Amer. 1962. V. 206. P. 139-148.

Cariier M., Nosten-Bertrand M., Michard-Vdnhee C. Separating genetic effects from maternal environmental effects // Goldovitz D., Walsten D., Wimer R.E. (Eds.) Techniques for the Genetic Analysis of Brain and Behavior: Focus on the Mouse. Techniques in the Behavioral and Neural Sciences. V. 8. Amsterdam, 1992. P. 111–126.

Cariier M., Roubertoux P.L., KottlerM.L, etal. Y-chromosome and aggression in strains of laboratory mice // Behav. Genet. 1990. V. 20, № 1. P. 137-156.

Chomsky N. Human language and other semiotic systems // SebeokT.A., Umiker-Sebeok J. (Eds.), Speaking of Apes – A Critical Anthology of Two-way Communication with Man. N.Y., 1980. P. 429-440.

Clark A.P., Wrangham R. W. Acoustic analysis of wild chimpanzee pant hoots: Do Kibate forest chimpanzees have an acoustically distinct food arrival pant hoot? // Am. J. Primutol. 1993. V, 31. P. 99-109.

Clayton N.S., Krebs J.R. Memoiy for spatial and object-specific cues in food-storing and non-storing birds//J. Сотр. Physiol. 1994. V. 174. P. 371-379

Clayton N.S., Krebs J.R. Liberalization in memory and the avian hippocampus in food-storing birds // EAlleva et ol. (eds), Behavioural Brain Reasearch in Naturalistic and Semi-Naturalistic Settings. NATO ASI Series, Ser. D: Behavioural and Social Sciences. V. 82. Dordrecht-Boston-London, 1995. P. 139-157.

Collins R.L., Fuller J.L. Audiogenic seizure prone (asp): a gene affecting behavior in linkage group VIII of the mouse//Science. 1968. V. 162. P. 1137-1139.

Cov/lishaw G. Song function in gibbons // Behaviour. 1992. V. 121. P. 131–153.

Crabbe J. C., Phillips T.J. Selective breeding for alcohol-withdrawal severity // Behav. Genet. 1993. V. 23, № 2. P. 171-177.

Crabbe J.C., Belknap J.K., Buck K.J. Genetic animal models of alcohol and drug abuse//Science. 1993. V. 264. P. 1715-1723.

Crabbe J.C., Phillips T.J., Gallaher E.J., et al. Common genetic determinants of atoxic and hypothermic effects of ethanol in B x D RI mice: genetic correlations and quantitative trait loci//J. Pharm. Exper. Ther. 1996. V. 277. P. 624-632.

Crenshaw E.B., Swanson L.W., Rosen/eld M.G., et al. Transgenic mouse technology: application to the study of the nervous system // Goldovitz D., Walsten D., Wimer R.E. (Eds.) Techniques for the Genetic Analysis of Brain and Behavior: Focus on the Mouse. Techniques in the Behavioral and Neural sciences. V. 8. Amsterdam, Elsevier. 1992. P. 317-348.

Crook J.H. Sources of cooperation in animals and man // Soc. Sci. Inform. 1970a. V. 9, № 1. P. 27-48.

Crook J.H. The socio-ecology of primates // J.H.Crook (ed.) Social Behavior in Birds and Mammals. L.;N.Y., 1970b. P. 103-166.

Crusio W.E. Quantitative genetics // Goldovitz D., Walsten D., Wimer R.E. // (Eds.) Techniques for the genetic analysis of brain and behavior: focus on the mouse. Techniques in the behavioral and neural sciences. V. 8, Amsterdam, 1992. P. 231–250.

Crusio W.E. Natural selection on hippocampal circuitry underlying exploratory behaviour in mice: quantitative-genetic analysis // E.Alleva et al. (eds), Behavioral brain reasearch in naturalistic and semi-naturalistic settings. NATO ASI Series, Ser. D: Behavioural and Social Sciences. V. 82. Dordrecht-Boston-London, 1995. P. 323–342.

Daily J. W., Reigel C.E., Mshra P.K., et al. Neurobiology of seigure predisposition in the genetically epUepsy-pгопе rat // Epilepsy. 1989. V. 3. P. 3–17.

Demant P., Zutphen L.E, von, Hart AA.M., et al. Congenic strains and recombinant congenic strains: tools for genetic and ftinctional anolsis of physiological traits // Goldovitz D., Walsten D,, Wimer R.E. (Eds.) Techniques for the Genetic Analysis of Brain and Behavior: Focus on the Mouse. Techniques in the Behavioral and Neural Sciences. V, 8. Amsterdam, 1992. P. 147-164.

De Vore 1. Mother-infant relations in free-ranging baboons // Readings in Animal Behavior. N.Y.; L, 1965a.

De Von I. Primate Behavor, Field Studies of Monkeys and Apes. N.Y.; L., 1965b.

De Waal F.B.M. £xploitative and familiarity-dependent support strategies in a colony of semi-free-living chimpanzees // Behavior. 1978. V. 66. P. 268–312.

Driscoll P. (Ed.) Genetically Defined Animal Models of Neurobehavioral disfunctions. Boston, 1992.

ЕШ-Eibesfeldt L Concepts of ethology and their significance in the study of human behavior // Stevenson H.W. (ed.), Early Behavior: Comparative and Developmental Approaches. N.Y., Wiley. 1967.

Eibl-Eibesfeldt I. Ethologie – Biologie du comportement // Naturalia et biologia. Edition scientifiques. Paris, 1977.

Evans W.E., Bastion J. Marine mammal communication: social and ecological factors // H.T.Andetsen (ed.), The Biology of Marine Mammals. N.Y.,

Feller D.J., Crabbe J.C. Effect of alcohols and other hypnotics in mice selected for differential sensitivity to hypothermic actions of ethanol // J, Pharm, Exptl. Therap. 1991. V, 256, № 3. P. 947-953.

Fentress J.C, Development and patterning of movement sequences in inbred mice // J.Kiger (ed), The Biology of Behavior/Oregon State Univ. Press, 1972. P. 83–132.

Finlay B.L., Wikler K.C., Sengelaub D.R. Regressive events in brain development scenarios for vertabrate brain evolution // Brain, Behav. and Evol. 1987. V. 30. P. 102-107.

Fouts R.S. Communication with chimpanzees // G.Kurth, Eibl-Eibesfeldt (Eds.) Hominization and Behavior. Stuttgart, 1975. P. 137-158.

Fouts R.S., Fouts D.H, Loulis in conversation with cross-fostered chimpanzees // RAGardner, B.T.Gardner, T.E. Canfort van (Eds.). Teaching Sign Language to Chimpanzees Albany. State Univ. ofN.Y. Press. 1989.

Fouts R.S., Fouts D.H., Schoenfeldt D. Sign language conversational interaction between chimpanzees // Sign Language Stud. 1984. V. 42. P. 1-12.

Fuller J.L. Fuller BWS lines: history and results // Hahn M.E., Jensen C., Dudek(eds) Development and evolution of brain size. N.Y., 1979. P. 518-532.

Fuller J.L., Thompson W. Behavior Genetics. N.Y., 1960.

Gardner R.A., Gardner B.T., Van Cautfert T.E. (Eds.) Teaching sign language to

chimpanzees//Albany: State Univ. of New York Press. 1989.

Gardner R.A., Gardner B. T. Teaching sign language to a chimpanzee // Science. 1969. V. 165. P. 664-672.

Gardner B.T., Gardner R.A. Signs of intelligence in cross-fostered chimpanzees // Phil. Trans. R. Soc. L., 1985. V. 308. P. 159–176.

Genshenfeld U.K., Neumann P.E., Mathis C., et al. Mapping quantitative trait loci for open-field behavior in mice//Behav. Genet. 1997. V. 27, №3. P. 201–209.

Goldowitz D., Moran T.H., Wetts R. Mouse chimeras in the study of genetic and structural determinants of behavior // Goldovitz D., Walsten D., Wimer R.E. (Eds.) Techniques for the Genetic Analysis of Brain and Behavior: Focus on the Mouse. Techniques in the Behavioral and Neural Sciences. V. 8. Amsterdam, 1992. P. 271–290,

Goldovitz D., Walsten D., Wimer R.E. (Eds.) // Techniques for the Genetic Analysis of Brain and Behavior: Focus on the Mouse. Techniques in the Behavioral and Neural Sciences. V. 8. Amsterdam, 1992.

Gray J. The Psychology of Fear and Stress. Camridge Univ. Press, 1987.

Groves P.M. A theory of the functional organization of the neostriatum and the neostriatal control of voluntary movement//Brain Res. 1983. V. 286, №2. P. 109-132.

Guastavino J.-M., Larsson K., Jaisson P. Neurological murine mutants as models for single gene effects on behavior // Goldovitz D., Walsten D., Wimer R.E. (Eds.) Techniques for the Genetic Analysis of Brain and Behavior: Focus on the Mouse. Techniques in the Behavioral and Neural Sciences. V. 8. Amsterdam, 1992. P. 375–390.

Guhl A.M. The social order of chickens // Sci. Amer. 1956. (циг. по: Мекнииг, 1982),

ffartow H.F, The maternal affectional system // B.M. Foss (ed.) Determinants of Infant Behavior II. L., Methuen. 1963.

Hay D.A. Essentials of Behaviour Genetics. Melbourne, 1985.

Hayes K., Hayes C. The intellectual development of a home-raised chimpanzee // Proc. Am. Phil. Soc. 1951. V. 95. P. 105-109.

Hayman B.J. The theory and analzsis of diallel crosses // Genetics. 1954. V. 39. P. 789-809.

Heafy S.D., Krebs J.R. Food storing and the hippocampus in corvids: amount and volume are correlated // Proc. Royal Soc. L., 1992. Series B. V. 248. P. 241-245.

Henderson N.D. Genetic dominance for low activity in infant mice // J.Comp. Physiol. Psychol. 1978, V. 92. P. 549-553.

Herdegen T., Kovary K., Buhl A., et al. Basal expression of the inducible transcription factors c-Jun, JunB, JunD, cFos, FosB, and Krox-24 in the adult rat brain // J. Compar. Neural. 1995. V. 354, P. 39-56.

Herman L.M. Cognition and language competencies of bottlenosed dolphins // Dolphin Cognition and Behavior A Comparative Approach/Hillsdale. N.Y., 1986.

Hess E.H. Imprinting in birds // Science. N.Y., 1964. V. 146. P. 1128–1139.

ffirsch J. (ed.) // Behavior-Genetic Analysis. N.Y., 1967.

Hockett Ch.F. A course in modem linguistics // 1958.

Hofmann G., Fruth B. Structure and use of distance calls in wild bobobos (Pan panis-cus) // Intern. J. Primatol. 1994. V. 15. P. 767-782.

Holldobler B. Recruitment behavior, home range, orientation and territoriality in harvester ant Pogomynnex//Behav. Ecol. Sociobiol. 1976. № 1. P. 3–34.

Holldobler B., Wilson E. The Ants // The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, 1990.

Hoist E. von. Relations between the central nervous system and the periferal organs // Brit. J. Anim. Behav. 1954. V. 2. P. 89-94.

Hurnick J.F., Bailey E.D., Jerome F.N. Divergent selection for retrieving behavior in mice//Can. J. Zool. 1973. V. 51. P. 21-26.

Jacobs L. F. The ecology of spatial cognition // E. AUeva et al. (eds), Behavioural Brain Research in Naturalistic and Semi-naturalistic Settings. NATO ASI Series, Ser. D: Behavioural and Social Sciences. V. 82. Dordrecht; Boston; London, 1995. P. 301–322.

KamilA.C., Balda R.P. Cache recovery and spatial memory in Clark's Nutcrackers *(Nuci-fraga columbiand) //* J. Exptl. Psychol.: Animal Behav. Proc. 1985. V. 11, № 1. P. 95-111.

Killey M. The vocalization of ungulates, their causation and function // Z. Tierpsychol. 1972. V. 31, № 2. P. 171-222.

King J.A. Behavioral comparisons and evolution // A. Oliverio (ed), Genetics, Environment and Intelligence. N.Y.; L., 1977. P. 23-36.

Koehler O. Thinking without words // Proc. 14th Int. Congr. of Zoology, 1953. Copen-gagen, 1956. P. 75-88.

KortlandtA. Chimpanzees in the wild // Sci. Am. 1962. V. 206. P. 128–138.

Kuo Z.Y. The dynamics of behavior development. N.Y., 1967.

Lagerspetz K.M.J., Lagerspetz K.Y.H. Genetic determination of aggressive behaviour // J.H.F. Abeelen van (ed.). The Genetics of Behaviour. Amsterdam; Oxford, 1974. P. 321-346.

Leitinger B., Poletaeva I.I., Wolfer D.P., et al. Swimming navigation, open-field activity, and extrapolation behavior of two inbred two inbred mouse strains with robertsonian translocation of chromosomes 8 and 17//Behav. Genet. 1994. V. 24, №3. P. 273–284.

Leyhausen P. Cat Behavior. N.Y.; L., 1979.

Lindauer M. Communication among social bees. Harvard Univ. Press. Cambridge. Massachusetts, 1961.

Lipp H.-P. Nocturnal homing in pigeons // Сотр. Biochem. Physiol. 1983. V. 76A, №4. P. 743-749.

Lipp H.-P. Non-mental aspects of encephalisation: The forebrain as a playground of mammalian evolution // Human Evol. 1989. V. 4, № 1. P. 45–53.

Lipp H.-P., Schwegler H., Crush W.E., et al. Using genetically-defined rodent strains for the identification of hippocampal traits relevant for two-way avoidance learning: a non-invasive approach // Experientia. 1989. V. 45. P. 845–859.

Lipp H.-P., Wahlsten D. Absence of corpus callosum // P. Driscoll (ed.) Genetically Defined Animal Models of Neurobehavioral Dysfunctions. Boston; Basel; Berlin, 1992. P. 217-252.

Lipp H.-P., Wolfer D.P. New paths towards old dreams: microphrenology, or the study of intact brains in intact worlds // E. AUeva et al. (eds.), Behavioural Brain Research in Naturalistic and Semi-naturalistic Settings. NATO ASI Series, Ser. D: Behavioural and Social Sciences. V. 82. Dordrecht; Boston; London, 1995. V. 82. P. 3–36.

Lorenz K. Beobachtungen an Dohlen // J. Ornithol. 1927. V. 75. P. 511–519.

Lorenz K. Der Kumpan in der Umvelt des Vogels // J. Ornithol. 1935. V. 83. P. 137-213, 289-413.

Lorenz K. Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen // Suppl. J. Omith. 1941. V. 89. P. 194-294.

Lorenz K. Die angeborenen Formen moglicher Erfahrung // Z. Tierpsychol. 1943. V. 5. P. 235-409.

Lorenz K. Play and vacuum activity in animals // Symp.: "L'instinct dans le Comporte-ment des Animauxet de 1'Homme". Paris, 1965. P. 633–645.

Lorenz K. Evolution and Modification of Behavior. L., 1966.

Ldscher W. Genetic animal models of epilepsy // P. Driscoll (ed.) Genetically Defined Animal Models of Neurobehavioral Dysfunctions. Boston; Basel; Berlin, 1992. P. Ill– 135.

Lynch C.B. Response to divirgent selection for nesting behavior in *Mus musculus //* Genetics. 1980. V. 96. P. 757-765.

MacCleam G.E., DeFries J.C. Introduction to Behavioral Genetics. San Francisco, 1972.

Manning A. Genes and evolution of insect behavior // J. Hirsch (ed.) Behavior-Genetic analysis. N.Y., 1967. P. 44-60.

Manning A., Dawkins M.S. An Introduction to Animal Behaviour. Press Syndicate, Univ. of Cambridge. 1992.

Maxson S.C. Methodological analysis of an agonistic behavior (offense) in male mice // Goldovitz D., Walsten D., Wimer R.E. (Eds.). Techniques for the Genetic Analysis of Brain and Behavior. Focus on the Mouse. Techniques in the Behavioral and Neural Sciences. V. 8. Amsterdam,

1992. P. 349-374.

Mayford M., Abel T., Kandel E.R. Transgenic approaches to cognition // Current Opinion in Neurobiology. 1995. V. 5. P. 141-148.

Mayr E. Behavior Programme and evolutionary strategies // Am. Sci. 1974. V. 62. P. 650-659.

McGuire T.R., Hirsch J. Behavior genetic analysis of *Phormia regina:* conditioning, reliable individual differences and selection//1977. PNAS. V. 74, № 11. P. 5193-5197.

Menzel E. W. Communication on object-locations in a group of young chimpanzees // Hamburg DA., McGown E.R. (eds.), The Great Apes. Menlo Park, California, 1979. P. 359-371.

Menzel R. Das Gedachtnis der Honigbiene ftir Spektralfarben. I. Kurzzeitiges und langzeitiges Behalten // Z. Vergl. Physiol. 1968. V. 60. P. 82-102.

Michelsen A., Andersen B.B., Kirchner W., et al. Transfer of information during honeybee dances, studied by means of mechanical model // Sensory System and Communication in Artropods. Advanced in Life Sci. Basel, 1990. P. 284–300.

Mignot E., Guilleminau! C., Dement W.C., et al. Genetically determined animal models of narcolepsy. A disorder of REM sleep // P. Driscoll (ed.) Genetically Defined Animal Models of Neurobehavioral Dysfunctions. Boston; Basel; Berlin, 1992. P. 89–110.

Miles L.N. Apes and language: The search for communicative competence. // Luce J.de, Wilder H.T. (eds.). Language in Primates: Perspectives and Implications. N.Y., 1983. P. 25-43.

Mitani J.C., Brandt K.L. Social factors influence the acoustic variability in the long-distance calls of male chimpanzee //Ethology. 1994. V. 96. P. 233–252.

Morris R.G.M. Development of a water-maze procedure for studying spatial learning in the rat//J. Neurosci. Methods. 1984. V. 11. P. 47-60.

Mowrer O.H. Animal studies in the genesis of personality // Transactions of Sciences. 1940. V. 3. P. 8-19.

Nambu J.R., Kirk M.D. Molecular biology and function of *Aplysia neuropeptides //* D. Goldowitz, D. Wahlsten, R.E. Wimer (eds.) Techniques for the Genetic Analysis and Behavior. Amsterdam, 1992. P. 465–495.

Nesbit M.N. The value of recombinant inbred strains in the genetic analysis of behavior // Goldovitz D., Walsten D., Wimer R.E. (Eds.) Techniques for the Genetic Analysis of Brain and Behavior: Focus on the Mouse. Techniques in the Behavioral and Neural Sciences. V. 8. Amsterdam, 1992. P. 141-146.

O'KeefeJ., Nadel L The Hippocampus as a Cognitive Map. Oxford, 1974.

Olton D.S. Spatial memory // Sci. Am. 1977. V. 236. P. 82-98.

OltonD.S., Becker J.T., Handelmam G.E. Hippocampus, space and memory//Behav. Brain Sci. 1979. V. 2. P. 313-365.

Papi E. Recent experiments on pigeon navigation // E. Alleva et al. (eds.), Behavioural Brain Research in Naturalistic and Semi-naturalistic Settings. NATO ASI Series, Ser. D: Behavioural and Social Sciences. V. 82. Dordrecht; Boston; London, 1995. P. 225–238.

Patterson F.G. The gestures of a gorilla: Language acquisition in another pougid // Brain and Language. 1978. V. 5. P. 72-97.

Pepperberg I.M. Functional vocalizations by an african grey parrot (Psittacus erithacus) // Zeitschrift fur Tierpsychol. 1981. V. 55. P. 139-160.

Pepperberg I.M. Acquisition of the same/different concept by an african grey parrot (Psittacus erithacus): Learning with respect to categories of color, shape, and material // Anim. Learn. & Behav. 1987a. V. 15(4). P. 423-432.

Pepperberg I.M. Evidence for conceptual abilities in the African Grey parrot (Psittacus eithacus): Labeling of cardinal sets//Ethology. 1987b. V. 75. P. 37-61.

Poshivalov V.P. Neurotransmitter and peptidergic mechanisms of intraspecies aggression and sociability // Valdman A.V. (Ed.). Drug Dependence and Emotional Behavior. N.Y.; L., P. 145-173.

Povinelfy D.Y., RuffA.B., Landau K.R., Biewale D.T. Self-recognition in chimpanzees (Pan troglodytes): Distribution, ontogeny, and patterns of emergence // J. of Сотр. Psy-chol. 1993. V. 107. P. 347-372.

Premack D. On the assessment of language competence in the chimpanzee // In: A.M, Schrier

andF. Stollnitz (Eds.), Behav. of Nonhuman Primates (Vol. 4). N.Y.: Academic. 1971.

Premack D. The codes of man and beasts // Behav. and Brain sci. 1983. V. 6. P. 125-167,

Premack D., Premack A.J. Levels of causal understanding in chimpazees and children // Cognition. 1994, V. 50. P, 347-362.

Premack D., Woodruff G. Does the chimpanzee have a theory of mind? // Behav. and Brain Sci. 1978. V. 4. P. 515-526.

Rankin K., Beck C.D.O. Caenorhabditis elegans: a simple systems approach to genetics of behavior // D. Ooldowitz, D. Wahlsten, R.E. Wimer (eds.). Techniques for the Genetic Analysis and Behavior. Amsterdam, 1992. P. 445-463.

Rapp P.R., Karaky M.T., Eichenbaum H. Learning and memory for hierarchical relationships in the monkey: effects of aging // Behav. Neurosci. 1996. V. 110, № 5. P. 887-897.

Reeve ff.K. Queen activation of lazy workers in coloniesof the eusocial naked mole-rat // Nature. 1992. V. 358. P. 147-149.

Reyiikova J. Interspecific communication between ants // Behaviour. 1982. V. 80. Jan.-Febr. P. 84-95.

Riegel C.E., Daily J.W., Jobe P.C. The genetically epilepsy-prone rat: an overview of seizure-prone characteristics and responsiveness to anticonvulsant drugs // Life Sci. 1986. V. 39. P. 763-774.

Riess B.F. The isolation of factors of learning and native behavior in field and laboratory studies // Arm. N.Y. Acad. Sci. 1950. V. 51. P. 1093-1102.

Rosengren R., Fortettus W. Orientation in foraging ants of the Formica rufa group. Hierarchy of orienting cues and long-term memory // Insectes Sociaux. 1986. V. 33, №3. P. 306-337.

Rotenbuhler W.C. Genetic and evolutionary considerations of social behavior of honeybees and some related insects // J. Hirsch (ed.) Behavior Genetic Analysis. N.Y., 1967. P. 61-106.

Rumbaugh D.M. Language learning by a chimpanzee. N.Y., 1977.

Rumbaugh, D.M., G111T.V., GlaserfeldE.C. von. Reading and sentence completion by a chimpanzee (Pan) // Science. 1973. V. 182. P. 731-733.

Rumbaugh DM, Hopkins W.D., Washbum DA., et al. Comparative perspectives of brain, cognition, and language // N.A. Krasnegor, D.M. Rumbaugh, R.L. Schiefelbusch, M. Studdert-Keiuudy (eds.). Biological and Behavioral Determinants of Language Development. HiUsdale, N.Y., 1991. P. 145-164,

Rumbaugh D.M., Pate J.L The evolution of primate cognition: A comparative perspective // H.L. Roitblat, T.O. Bever, H.S. Terrace (eds.). Animal Cognition. HiUsdale, N.Y., 1984. P. 569-590.

Savage-Rumbaugh E.S. Acquisition of functional symbol usage in apes and children // H.L. Roitblat, T.C. Bever, H.S. Terrace (Eds.). Animal Cognition. Hillsdale, N.Y., 1984. P. 291-311.

Savage-Rumbaugh S.E. et al. Language comprehension in ape and child // Monographs oftheSoc. for Research in ChUd Development. 1993. №58. Nos. 3–4.

Schjelderupp-Ebbe T. Social behavior of birds //C. Murchison (ed.) Handbook of Social Psychology. Clark Univ. Press, Worchester, Mass. 1935. P. 947-972.

Schneirla T.C. Some important features of ant learning // Ztschr. Verglich. Phisiol. 1933. V. 9, № 3. P. 439-452.

Schneirla T.C., Rosenblatt J.S. "Critical periods" in the development of behavior // Science. 1963. V. 139. P. 1110-1115.

Schneirla T.C., Rosenblatt J.S., Toback E. Maternal behavior in the cat // H. Reingold (ed.). Maternal Behavior in Mammals. N.Y., 1963.

Schusterman R.L., Gtsiner R. Artifitial language comprehension in dolphins and sea lions: the essential cognitive skiUs//Psychol. Rec. 1988. V. 34. P. 311-348.

Schwegler H., Crusio W.E., Brust I. Hippoeampal mossy fibers and radial-maze learning in the mouse: a correlation with spatial working memory but not with non-spatial reference memory//Neuroscience. 1990. V, 34. P. 293-298.

Schwegler H,, Lipp H.-P. Variations in the morphology of the septo-hippocampal complex and maze learning in rodents: correlation between morphology and behaviour // E. AUeva et al,(eds.). Behavioural Brain Reasearch in Naturalistic and Semi-Naturalistic Settings. NATO ASI Series, Ser. D: Behavioural and Social Sciences. V. 82. Dordrecht; Boston; London, 1995. P. 259-276.

Scott J.P., fuller J.L. Genetics and Social Behavior of the Dog. Chicago, 1965.

Seyfarth R.M., Cheney D.L., Marler P. Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication//Science, 1980, V, 210. P. 801-803.

Shettleworth S.J. Comparative studies of memory in food storing birds // E. Alleva et a!.(eds.). Behavioral brain reasearch in naturalistic and semi-naturalistic settings. NATO ASI Series, Ser. D: Behavioural and Social Sciences. V. 82. Dordrecht; Boston; London, 1995. P. 159-192.

Sinclair J.D., Le A.D., Kiianmaa K. Genetically selected rat lines as models of alcoholism and alcohol intoxication // P. Driscoll (ed.). Genetically Defined Animal Models of Neurobehavioral Dysfunctions. Boston; Basel; Berlin, 1992. P. 136–145.

Smulders T. V., Sasson A.D., De Voogd T.J. Seasonal changes in hippocampus volume in a food-storing bird (The black-capped chicadee *Pants atricapillus)* // E. Alleva et al.(eds.). Behavioral Brain Research in Naturalistic and Semi-naturalistic Settings. NATO ASI Series, Ser. D: Behavioural and Social Sciences. V. 82. Dordrecht; Boston; London, 1995. P. 454.

Strusaker T.T. Infanticide and social organization in the red-tail monkey (Cercopithecus aethiops) //Anim. Behav. 1977. V. 19. P. 233-250.

Temerltn M.K. Lucy: Growing Up Human // Palo Alto, Calif.: Science and Behav. Books. 1975.

Terrace H.S. Chunking during serial learning by pigeon: I. Basic evidence // J. of Exptl. Psychol.: Animal Behav. Proc. 1991. V. 17, №1. P. 81-93.

Terrace H.S. On the nature of animal thinking // Neurosci. a. Biobehav. Rev. 1985. V. 9. P. 643-652.

Terrace H.S., Petito LA., Sanders R.J., et al. Can an ape create a sentence? // Science. 1979. V. 208. P. 891-900.

Theberge J.B., Falls J.B. Howling as a means of communication in a timber wolves // Am. Zool. 1967. V. 7. № 2. P. 331-338,

Thorpe W.H. Learning and Instinct in Animals. L., 1963.

Tinbergen N. On Aims and Methods in Ethology // Z. Tierpsychol. 1963. V. 20, № 5. P. 410-*Van Abeelen J.H.F.* Genotype and the cholinergic control of exploratory behavior in mice // Abeelen J.H.F. van (ed.). The Genetics of Behaviour. Amsterdam; Oxford. 1974. P. 347-374.

Wahlsten D. Mice *in utero* while their mother is lactating suffer higher frequency of deficient corpus callosum//Dev. Brain Res. 1982. V. 68. P. 354–357.

Walker C.D., Aubert M.L., Meaney M.J. et al. Individual differences in the activity of the hypothalamus-pituitary adrenocortical system after stressors: use of pharmacogenetically selected rat lines as a model // P. Driscoll (ed.). Genetically Defined Animal Models of Neurobehavioral Dysfunctions. Boston; Basel; Berlin, 1992. P. 276–296.

Warren S. T., Ashey C. T. Triplet repeat expansion mutations: The example of Fragole X Syndrome / Annu. Rev. Neural. 1995. V. 18. P. 77–99.

Weiss B.A., Schneirla T. C. Inter-situational transfer in the ant *Formica schaufussi* as tested in a two-phase single-choice-point maze // Behaviour. 1967. V. 28, № 3–4. P. 269– 279.

White N.M. A functional hypothesis concerning the striatal matrix and patches: mediation of S-R memory and reward//Life Sci. 1989. V. 45, №21. P. 1943-1957.

Wieser E.G., Hungerbuhler H., Siegel A.M., et al. Musicogenic epilepsy: review of the literature and case report with ictal single photon emission tomography // Epilepsia. 1997. V. 38. №2. P. 200-207.

Wilson B.J., Mackintosh N.J., Boakes RA. Matching and oddity learning in the pigeon: Transfer effects and the absence of relational learning // Quart. J. Exptl. Psychol. 1985a. V. 37B. P. 295-311.

Wilson B.J., Mackintosh N.J., Boakes, R.A. Transfer of relational rules in matching and oddity learning by pigeons and corvids // Quart. J. Exptl. Psychol. 1985b. V. 37B. P. 313-332.

Wilson E.O. Sociobiology, the New Synthesis, Belknap Press of Harward University Press, Cambridge, Mass. 1975.

Winter C.C., Roderick T.H., Winter R.E. Supplementary report: behavioral differences in mice genetically selected for brain weight // Psychol. Rep. 1969. V. 25. P. 363–368.

Winter C.C., Winter R.E. On the sources of strain and sex differences in granule cell number in the dentate area of house mice//Dev. Brain Res. 1989. V. 48. P. 167–176.

Winter C.C., Winter R.E., Roderick T.H. Some behavioral differences associated with relative size of hippocampus in the mouse//J. Comp. Physiol. Psychol. 1971. V. 76. P. 57-65.

Winter C.C., Winter R.E., Winter J.S. An association between granule cell density in the dentate gyms and two-way avoidance conditioning in the house mouse // Behav. Neurosci. 1983. V. 97. P. 844-856.

Winter R.E. Some uses of inbred strains // Goldovitz D., Walsten D., Wimer R.E. (Eds.). Techniques for the Genetic Analysis of Brain and Behavior: Focus on the Mouse. Techniques in the Behavioral and Neural Sciences. V. 8. Amsterdam, 1992. P. 57–66.

Wimer R.E., Wimer C.C. A geneticist's map of the mouse brain // I. Lieblich (ed.). Genetics of the Brain. Amsterdam, 1982. P. 30–72.

Wolfer D.P., Lipp H.-P. A computer program for detailed off-line analysis of Morris water maze behavior // J. Neurosci. Meth. 1992. P. 65-74.

Woodruff G., Premack D. Intentional communication in the chimpanzee: The development of deception//Cognition. 1978. V. 7. P. 5333-5362.

Yerkes R.M. Chimpanzees: A Laboratory Colony. New Haven: Yale University Press, 1943.

Tin J.C.P., Wallach J.S., Del Vecchio J.S., et al. Induction of a dominant negative CREB transgene specifically blocks long-term memory in *Drosophyla* // Cell. 1994. V. 79. P. 49-58.

Yoerg S.I., Kamil A.C. Integrating cognitive ethology with cognitive psychology // C A Ristau (ed.). Cognitive Ethology: The Mind of Other Animals. Hillsdale: Lawrence ErlbaumAssoc. 1991. P. 271-290.

Zanin A. V., Markov V.I., Sidorova I.E. Ability of bottlenosed dolphins, *Tursiops trunca-tus,* to report arbitrary information // Sensory Abilities of Cetaceans. Laboratory and Field Evidence. NATO ASI-series. Ser. A. V. 196. N.Y.; L., 1990. P. 685-697.

Оглавление